



Modélisation de la connectivité larvaire et implications en terme de gestion de l'environnement

Estelle Crochelet

► To cite this version:

Estelle Crochelet. Modélisation de la connectivité larvaire et implications en terme de gestion de l'environnement. Biodiversité et Ecologie. Université de la Réunion, 2015. Français. NNT : 2015LARE0003 . tel-01269631

HAL Id: tel-01269631

<https://theses.hal.science/tel-01269631>

Submitted on 5 Feb 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITE DE LA REUNION
Ecole Doctorale des Sciences, Technologies et Santé E.D. N° 542

THESE DE DOCTORAT
Spécialisation : Sciences de la vie – Ecologie Marine

Modélisation de la connectivité larvaire et implications en terme de gestion de l'environnement

Estelle CROCHELET
3 Avril 2015

Composition du jury :

Pascale CHABANET	<i>Directeur de recherche, IRD</i>	Directrice de Thèse
Michel PETIT	<i>Directeur de recherche, IRD</i>	Co-directeur de Thèse
David OBURA	<i>Docteur en biologie marine, CORDIO</i>	Rapporteur
Antonio RAMOS	<i>Professeur en océanographie, Université de Las Palmas</i>	Rapporteur
Matthieu LE CORRE	<i>Professeur, Université de La Réunion</i>	Examineur
Emmanuel TESSIER	<i>Docteur en biologie marine, ARDA</i>	Examineur

Résumé

Intégrer les connaissances sur la connectivité écologique dans la gestion des écosystèmes marins est essentiel, surtout dans un contexte d'appauvrissement des ressources marines et de dégradation des habitats côtiers à l'échelle mondiale. Des outils environnementaux, tels que les Aires Marines Protégées ont été mises en œuvre pour protéger la biodiversité, restaurer les écosystèmes endommagés, soutenir les pêcheries et reconstituer les stocks surexploités. Leur efficacité dépend en partie du maintien de la connectivité entre les populations marines, assurée à travers divers processus écologiques dont la dispersion larvaire. Dans le cadre de ce travail de thèse, un modèle biophysique intégrant des données de courants, issues de mesures d'altimétrie par satellite, a été utilisé pour évaluer la connectivité entre les récifs de l'Océan Indien d'une part, et à travers le réseau d'AMP de Méditerranée d'autre part. Différentes méthodes d'analyse ont été utilisées, telles que la théorie des graphes et le clustering. Dans l'Océan Indien occidental, l'analyse des connectivités marines montre que le nombre de connexions entre les récifs augmente avec la durée de vie larvaire des poissons. Elle met également en évidence une faible connectivité à l'échelle de la région, mais une forte inter-connectivité au sein de plusieurs sous-régions (Canal du Mozambique, Mascareignes). En Méditerranée, la connectance est globalement faible à l'échelle régionale, bien que plus importante dans le bassin occidental que le bassin oriental. L'analyse des connectivités marines montre également un taux de connectivité élevé à l'échelle d'un même pays. Selon le cas d'étude, une liste de récifs ou de sites prioritaires dans la mise en œuvre des AMP a été proposée. Enfin, les implications de ces résultats en termes de politiques transfrontalières et de coopération régionale sont discutées.

Mots clés : Connectivité, dispersion larvaire, modélisation biophysique, télédétection, récif corallien, Océan Indien, Mer Méditerranée, conservation, aires marines protégées (AMP), gestion des pêcheries, durée de vie larvaire, otolithe, *Epinephelus merra*.

Abstract

Integrating ecological connectivity into marine ecosystem management and planning is important, especially in a global context of severe fish stocks depletion and growing habitat degradation. Environmental tools such as Marine Protected Areas have been proposed to protect biodiversity, restore damaged ecosystems, sustain fisheries, and rebuild overexploited stocks. The effectiveness of marine protected areas depends in part on the maintenance of connectivity between marine populations, linked by ecological processes such as larval dispersal. In this thesis, we applied a biophysical model driven by ocean currents derived from satellite altimetry to evaluate connectivity between Western Indian Ocean reefs and across the current MPA system in the Mediterranean Sea. We applied different methods of analysis such as graph-theoretic and clustering. In the Western Indian Ocean, marine connectivity analyses show that the number of connections between reefs increases with fish pelagic larval duration. It also highlights a low connectivity across the region as a whole, and a high connectivity within several sub-regions (Mozambique Channel, Mascarene archipelago). In the Mediterranean Sea, connectance is globally low at the regional scale. This connectance is higher in Western than Eastern Mediterranean. Moreover, the marine connectivity analyses revealed high domestic connectivity rates. For each study area, priority reefs or sites for MPA implementation are proposed. Finally, implications for transboundary marine policies and regional cooperation are discussed.

Keywords: Connectivity, larval dispersal, biophysical modeling, remote sensing, coral reef, Indian Ocean, Mediterranean Sea, conservation, marine protected area (MPA), fishery management, larval duration, otolith, *Epinephelus merra*.

Table des matières

Résumé.....	I
Abstract	II
Table des matières	III
Liste des figures.....	V
Liste des abréviations.....	VII
1 Préambule	1
2 Etat de l’art.....	3
3 Matériels et Méthodes.....	11
3.1 Sites d’étude	11
3.1.1 Océan Indien	11
3.1.2 Mer Méditerranée.....	15
3.2 Méthodes d’analyses.....	18
3.2.1 Marine Geospatial Ecology Tools, le modèle de dispersion larvaire	18
3.2.2 Analyses des sorties de modèle	21
4 Evaluation de la connectivité dans l’Océan Indien	23
4.1 La connectivité à méso-échelle, entre Maurice et La Réunion	23
4.1.1 Méthodes	23
4.1.2 Résultats principaux	25
4.1.3 Discussion.....	26
4.1.4 Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions (Crochelet et al., 2013; Ocean and Coastal Management; doi:10.1016/j.ocecoaman.2013.10.002).....	28
4.2 La connectivité à l’échelle régionale dans l’Océan Indien	57

4.2.1	Méthodes	57
4.2.2	Résultats principaux	59
4.2.3	Discussion	65
4.2.4	A model-based evaluation of Western Indian Ocean connectivity - Implications for future marine spatial planning policies (Crochelet et al., 2015a ; soumis à ICES Journal of Marine Science)	70
5	Evaluation de la connectivité en Méditerranée	99
5.1	Méthodes.....	99
5.2	Résultats principaux	100
5.2.1	Connexions entre AMP.....	100
5.2.2	Connexions entre les AMP et la côte	101
5.2.3	Connexions côtières	102
5.3	Discussion	104
5.4	A model-based assessment of fish larvae dispersal in the Mediterranean Sea: implications for local management and regional cooperation (Crochelet et al., 2015b ; soumis à Marine Policy)	106
6	Synthèse	131
6.1	Implications en termes de coopérations internationales	131
6.2	Avantages et limites des analyses de connectivités à l'aide d'un modèle de dispersion larvaire	133
6.3	Perspectives.....	136
7	Références bibliographiques.....	139
8	Annexes	157
8.1	Autres publications du même auteur (non présentées dans cette thèse)	157
8.2	Participations à des conférences.....	157

Liste des figures

Figure 1 : Le cycle de vie des poissons récifaux	6
Figure 2 : Echelles temporelles et spatiales correspondants aux différentes techniques d'analyse de la connectivité des populations de poissons (inspiré de Jones et al., 2009)	8
Figure 3 : Zone d'étude et principaux courants l'Océan Indien occidental (inspiré de Lutjeharms & Bornman, 2010). Les emprises des aires d'étude sont indiquées en pointillés rouges.....	12
Figure 4 : Localisation des récifs coralliens et des Aires Marines Protégées de l'Océan Indien occidental	14
Figure 5 : Présentation et localisation de la Mer Méditerranée.....	15
Figure 6 : Circulation générale de surface dans la Mer Méditerranée (d'après Millot et Taupier-Letage, 2005).	16
Figure 7 : Aires Marines Protégées en Méditerranées (base de données MedPAN MAPAMED, http://www.medpan.org/).....	18
Figure 8: Le modèle de dispersion larvaire MGET	20
Figure 9 : <i>Epinephelus merra</i> (J.E. Randall)	23
Figure 10 : Coupe transversale fine d'un otolithe d' <i>Epinephelus merra</i> (A. Riou)	24
Figure 11 : Transport des larves de macabité entre l'île Maurice et La Réunion entre le 31 janvier et le 19 février 2002.	26
Figure 12 : Identification des récifs coralliens de l'Océan Indien occidental.....	58
Figure 13 : Matrices de migration entre les récifs représentant les imports de larves (a) et les exports de larves (b) pour une DVL de 30 jours.....	59
Figure 14 : La connectivité au sein de l'archipel des Mascareignes, en fonction de la DVL....	60
Figure 15 : Clusters de connectivité marine en fonction de la DVL (10 à 50 jours).....	62
Figure 16 : Indices de centralité dans l'Océan Indien occidental, en fonction des DVL	64
Figure 17 : Unités de gestion mises en évidence par les travaux de Muths et al., 2012 (a) et Bourjea, 2014 (b).....	67

Figure 18 : Impacts anthropiques et Aires Marines Protégées de l’Océan Indien Occidental 69

Figure 19 : Connexions entre les AMP de la Méditerranée. Les valeurs sont classées par quartiles, de la plus forte à la plus faible connectivité. Le premier quartile (a) correspond à des connexions à « haut débit » alors que le dernier quartile (d) correspond à des connexions à « bas débit » 101

Figure 20 : Connections entre pays de la Méditerranée. Les valeurs sont représentées en pourcentage. a) : imports de larves ; b) exports de larves 103

Liste des abréviations

AMP : Aires Marines Protégées

ASCLME: Agulhas and Somali Current Large Marine Ecosystems Project

CBD : Convention sur la Diversité Biologique

MEDPAN: Network of marine protected area managers in the Mediterranean

1 Préambule

Les ressources marines, côtières et pélagiques, subissent des pressions grandissantes issues des effets combinés du changement climatique, de la surpêche, de la pollution et des maladies, provoquant l'épuisement voire la disparition de certaines espèces. Des outils environnementaux, tels que les aires marines protégées, ont ainsi été créés pour conserver ou restaurer les espèces, les pêcheries, les habitats, les écosystèmes et les fonctions écologiques. L'efficacité de ces outils dépend en partie du maintien de la connectivité, c'est-à-dire les échanges d'individus, entre les populations marines. Cette dernière est assurée à travers divers processus dont la dispersion des larves dans l'océan au cours des premiers stades de développement des individus. Or, l'acquisition de connaissance sur ce stade de vie larvaire pélagique est très difficile, en raison de la petite taille des larves et des longues distances de dispersion. Bien que diverses techniques aient été développées, permettant de travailler à différentes échelles spatio-temporelles, leur applicabilité est limitée. Pour pallier à ces limitations, les chercheurs ont développé des modèles de transport numériques permettant de suivre virtuellement des individus, sur de grandes échelles spatiales et temporelles. Cette approche nécessite cependant des connaissances sur les paramètres biologiques des larves et sur leur environnement.

Dans ce travail de thèse, la connectivité marine dans l'Océan Indien occidental et en Mer Méditerranée a été caractérisée à l'aide d'un modèle de dispersion numérique, pour répondre aux questions suivantes :

Où sont pondus les œufs de poissons ?

Où vont les larves ?

Où doit-on alors mettre en place des zones de réserve pour protéger ces sites émetteurs et récepteurs ?

Les résultats servent à alimenter une réflexion sur les implications de la connectivité en termes de gestion de l'environnement marin, pour assurer le bien-être et la subsistance des populations, qui dépendent directement des biens et des services écosystémiques fournis par les écosystèmes marins.

2 Etat de l'art

Les ressources côtières mondiales sont à l'heure actuelle profondément altérées par les effets combinés du changement climatique, de la surpêche, de la pollution et des maladies (Hughes et al., 2003 ; Hoegh-Guldberg et al., 2007 ; Srinivasan, 2012). 19 % des récifs coralliens mondiaux ont d'ores et déjà disparus, et 35 % sont actuellement menacés de disparition pour les 20-40 prochaines années (Wilkinson, 2008). Ces changements auront des répercussions importantes sur le bien-être et la subsistance de plus de 500 millions de personnes dans le monde, qui dépendent directement des biens et des services écosystémiques fournis par les récifs coralliens (Moberg et Folke, 1999). Par ailleurs, plus de 25 % des populations marines ciblées par les grandes pêcheries sont dites surexploitées ou épuisées, et 40 % sont fortement à pleinement exploitées. Certaines espèces ont même disparu suite aux activités humaines alors que d'autres sont proches de l'extinction (Dayton, 2000). La gestion de ces ressources de manière efficace est donc cruciale, à la fois d'un point de vue social et écologique.

Une approche écosystémique intégrée pour la gestion des océans est importante (Foley et al., 2010 ; Lester et al., 2009), et des outils environnementaux tels que les aires marines protégées (AMP) ont ainsi été créés. Les AMP ont été mises en œuvre pour conserver ou restaurer les espèces, les pêcheries, les habitats, les écosystèmes et les fonctions écologiques (NRC, 2001 ; Russ et al., 2004 ; Mouillot et al., 2008 ; Guidetti, 2008 ; Lester et al., 2009 ; Pujolar, 2013 ; Costello, 2014 ; Bennett & Dearden, 2014 ; Rossiter, 2014). Elles sont également de plus en plus utilisées dans le cadre de la réduction de la pauvreté (Gjertsen, 2005) ou de l'adaptation aux changements climatiques (McLeod et al., 2008). En Octobre 2010, la Convention des Nations Unies sur la diversité biologique a réaffirmé l'objectif de protéger et de gérer efficacement 10 % des océans sous la forme d'AMP d'ici 2020 (Toropova et al., 2010). Cependant, bien que les AMP soient en pleine expansion (Gray, 2008), elles ne couvrent actuellement qu'environ 2,3 % des océans (Spalding et al., 2013).

L'efficacité des AMP dépend en partie de la qualité des habitats (Berglund et al., 2012), mais également du maintien de la connectivité à travers divers processus tels que la dispersion

larvaire, pour assurer le renouvellement des populations, leur persistance et les flux de gènes, à l'intérieur des aires protégées, entre les aires protégées et dans les habitats adjacents (García-Charton et al., 2008 ; Botsford et al., 2009). De nombreuses études essaient de comprendre comment les réseaux d'AMP peuvent être conçus pour protéger et sécuriser les patrons naturels de connectivité (Almany et al., 2009 ; Cowen et al., 2007 ; Jones et al., 2007 ; Jones et al., 2009 ; Lubchenco et al., 2003 ; McCook et al., 2009). Les organisations de conservation ont également reconnu l'importance d'intégrer les connaissances de la connectivité dans la conception des AMP (Conservation International, 2009 ; Green et al., 2009 ; Laffoley, 2008 ; Roberts et al., 2010a ; Salm & Coles, 2001). Ainsi, déterminer si des zones protégées sont écologiquement reliées en réseau, ainsi que là où de nouvelles AMP devraient être créées pour favoriser la fonction de réseau, nécessite des informations sur la connectivité des populations sur de vastes étendues géographiques (Fenberg, 2012).

Plus précisément, la connectivité correspond aux échanges d'individus entre populations locales spatialement séparées. Ces échanges peuvent intervenir à plusieurs moments du cycle de vie par dispersion de larves, mouvements de juvéniles ou d'adultes (Clobert, 2001), résidant de façon permanente ou à long terme dans la nouvelle population (Palumbi, 2003). Ainsi, un temps de résidence minimal est requis pour d'une part, distinguer les phénomènes de dispersion/migration des mouvements temporaires (recherche de nourriture, etc) et d'autre part, pour contribuer de manière effective au pool de gènes des nouvelles populations via le transfert de gènes (Lowe & Allendorf, 2010). On distingue la connectivité démographique de la connectivité génétique, selon l'échelle temporelle considérée. A l'échelle écologique, il s'agit de la connectivité démographique. Elle se définit par les échanges d'individus entre populations, à l'échelle d'une génération. Elle influe sur la démographie des populations concernées et notamment sur son renouvellement (Sale et al., 2010). A l'échelle évolutive, il s'agit de la connectivité génétique. Elle repose sur des transferts de gènes (et non plus directement d'individus) qui existent entre les populations sur de nombreuses générations successives et permettant ainsi le maintien de l'homogénéité génétique entre populations locales (Cowen et al., 2007 ; Cowen & Sponaugle, 2009). Des échanges rares et faibles (un individu par génération en moyenne)

suffisent à maintenir l'homogénéité génétique entre deux populations locales (Hedgecock et al., 2007).

La dispersion larvaire est un processus important permettant de connecter les populations marines entre elles. Ce phénomène a été particulièrement étudié chez les poissons (Thorrold et al., 2007 ; Cowen & Sponaugle, 2009 ; Jones et al., 2009). Cependant, l'évaluation de la connectivité larvaire entre des populations géographiquement éloignées est très difficile (Pineda et al., 2007) car elle doit tenir compte à la fois des processus physiques de l'environnement et des caractéristiques biologiques des larves. Les processus physiques, c'est à dire les transports hydrodynamiques (horizontaux et verticaux) soumettent les larves à des processus d'advection et de diffusion (Scheltema, 1986). Les caractéristiques biologiques des larves quant à elles, correspondent notamment à la durée de vie larvaire (Shanks et al., 2003), aux capacités natatoires et comportementales des larves (Leis, 2010), et à la probabilité de survie qui est fonction de la disponibilité en nourriture et de la prédation. Enfin, l'installation des larves sur leur site d'arrivée dépend de leur comportement mais également de la distribution et de la disponibilité de l'habitat (Pineda et al., 2007). De nombreuses espèces marines (poissons, coraux, etc) ont deux stades de vie distincts (Figure 1): un stade de vie larvaire pélagique, suivie d'une phase de vie benthique après recrutement sur le récif (Dufour, 1992 ; Shima, 2001 ; McCormick et al., 2002 ; Lecchini & Galzin, 2003 ; Irisson et al., 2004). Lors de la phase pélagique, les larves immatures sont de petite taille (généralement inférieure à 1 cm), très différentes du juvénile et de l'adulte d'un point de vue morphologique, physiologique et écologique (habitat, régime alimentaire), adaptées à la vie pélagique (Kendall et al., 1984 ; Sale, 1993) et soumises à des taux de mortalité très élevés (Leis, 2006). Elles peuvent rester en pleine eau pendant plusieurs jours à plusieurs mois, afin de devenir compétentes et d'acquérir leurs capacités de nage et leurs capacités sensorielles, leur permettant de contrôler en partie leur dispersion (Kingsford et al., 2002 ; Leis, 2002) pour s'installer sur un habitat favorable (Jackson & Strathmann, 1981) et se métamorphoser en juvénile. C'est la phase benthique.

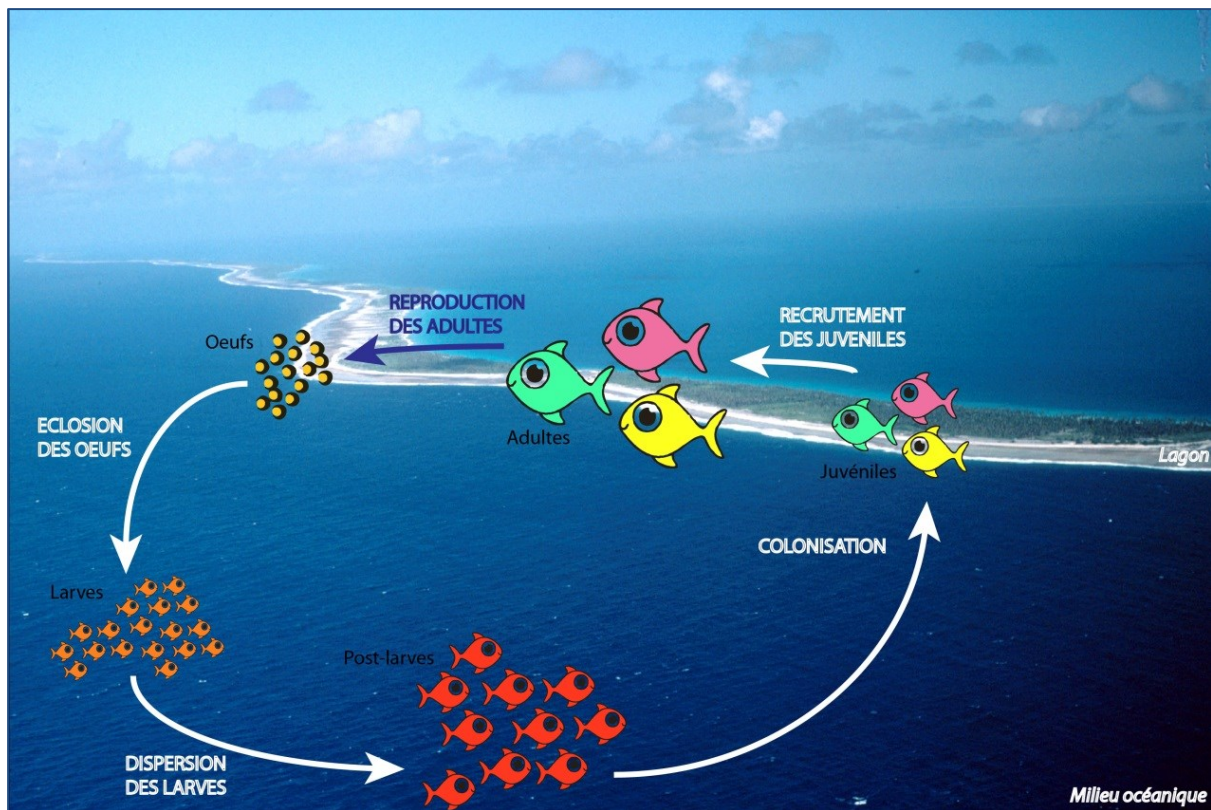


Figure 1 : Le cycle de vie des poissons récifaux

La dispersion des larves est particulièrement difficile à étudier de manière empirique en raison de leur petite taille et des longues distances de dispersion, pouvant aller jusqu'à plusieurs centaines de kilomètres depuis leur site de libération initial (Leis, 1984 ; Victor, 1987). De plus, les patrons de dispersion et les échanges larvaires peuvent varier en fonction des espèces. Ainsi, la connaissance de ces patrons de connectivité est essentielle dans le savoir scientifique nécessaire à la gestion efficace des écosystèmes marins (Cowen & Sponaugle, 2009 ; Foley et al., 2010 ; Sale et al., 2005 ; Wilson et al., 2010). En effet, si pour chaque espèce, le stock se renouvelle à partir de ses propres populations (auto-recrutement), les stocks doivent être gérés à l'échelle locale pour maintenir le pool génétique. En revanche, s'il existe des échanges significatifs entre différents sites (allo-recrutement), il faudrait envisager de protéger la zone géographique dans son ensemble.

Les populations marines ont longtemps été considérées comme des populations ouvertes, avec un fort potentiel de connectivité, c'est-à-dire lorsque la majorité du recrutement est issu d'échanges entre populations locales (Caley et al., 1996, Roberts, 1997 ; Jones, 2009).

Cette représentation reposait sur l'hypothèse que la phase larvaire se déroulait de manière passive au gré des courants. Or, de plus en plus d'études suggèrent qu'une dispersion larvaire à plus petite échelle est possible avec un retour des larves dans leur population d'origine (Leis et al., 2011). Certaines études montrent même des taux d'auto-recrutement très élevés (Jones et al., 1999, 2005 ; Almany et al., 2007, Planes et al., 2009) et une dispersion restreinte à quelques kilomètres seulement (Saenz-Agudelo et al., 2012). Aujourd'hui, il est admis que les populations marines sont plus ou moins connectées au sein de métapopulations. Il reste alors à déterminer leur position sur le continuum entre états ouverts et fermés (Bertness et al., 2001, Johnson, 2005, Leis, 2006, Jones et al., 2009).

Les chercheurs ont développé une variété d'approches pour étudier les patrons de dispersion larvaire et la connectivité des populations de poissons à travers le milieu marin : la génétique (Shulman, 1998 ; Planes, 2002), le marquage chimique (Jones et al., 1999 ; Swearer et al., 1999), les isotopes stables (Peterson et al., 1985 ; Schwarcz et al., 1998 ; Blamart et al., 2002), la chimie des otolithes (Fowler et al., 1995 ; Campana et al., 1999) et l'analyse de la forme des otolithes (Smith, 1992 ; Torres et al., 2000 ; Pothin et al., 2006). Cependant, de nombreuses techniques ont une couverture spatiale et temporelle limitée (échantillonnage intensif et relativement coûteux) et donc une faisabilité limitée pour de vastes régions (Figure 2).

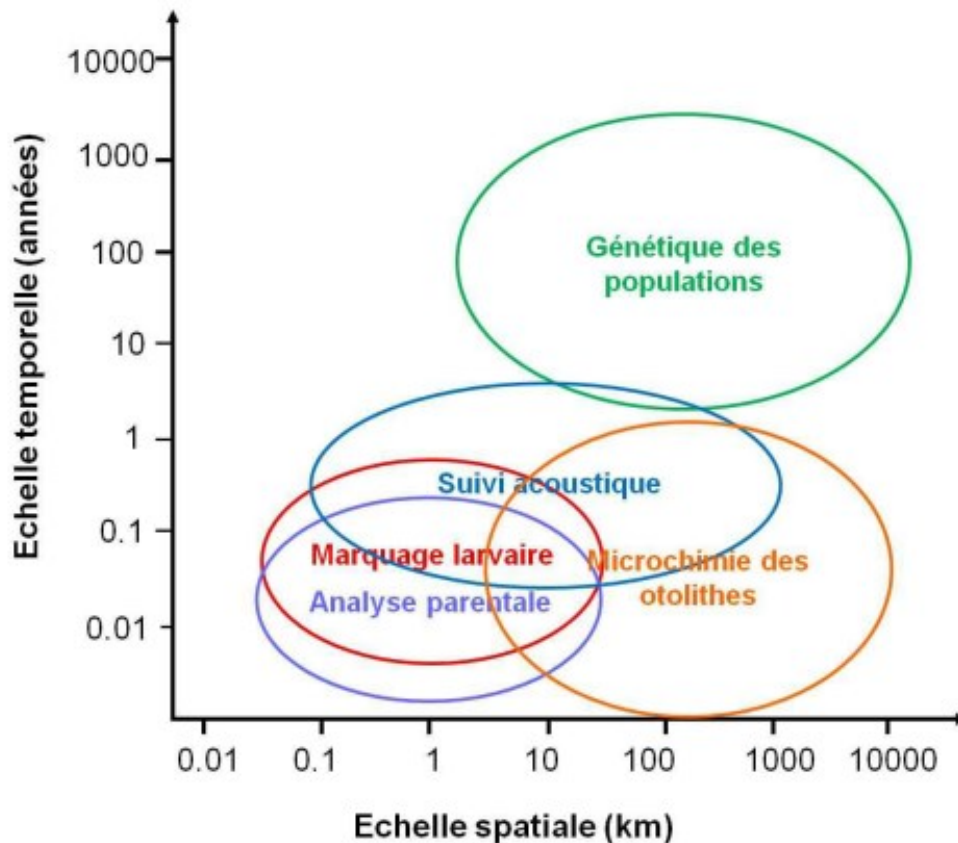


Figure 2 : Echelles temporelles et spatiales correspondants aux différentes techniques d'analyse de la connectivité des populations de poissons (inspiré de Jones et al., 2009)

Les modèles de transport numériques ont ainsi été développés pour palier à ce désagrément (Schultz & Cowen, 1994 ; Roberts, 1997 ; Cowen et al., 2000 ; Treml et al., 2008 ; Mora et al., 2012). Cela offre la possibilité de suivre des individus virtuels sur de grandes échelles spatiales et temporelles, mais nécessite des connaissances sur les paramètres biophysiques et si possible la validation des résultats par des données empiriques (Cuif et al., 2014). Ces modèles sont de plus en plus utilisés dans le monde entier pour la conception des AMP (Planes et al., 2009), la gestion des pêcheries (Gaines et al., 2010) et des catastrophes (par exemple les déversements d'hydrocarbures, tsunamis, cyclones ; Allison et al., 2003).

Objectifs de recherche

Ce travail de thèse traite de la connectivité marine dans l'Océan Indien occidental et en Mer Méditerranée à l'aide d'un modèle de dispersion numérique.

Les sites d'étude et la méthodologie générale sont présentés dans le **chapitre 2**. Ce travail s'articule ensuite autour des deux zones d'étude, l'Océan Indien occidental et la Mer Méditerranée. Les méthodes utilisées, spécifiques à chaque zone d'étude, sont détaillées au sein de leur chapitre respectif.

Le **chapitre 3** est consacré à l'étude de la connectivité dans l'Océan Indien occidental.

A méso-échelle, les résultats issus de simulation de dispersion larvaire ont été confrontés avec des données biologiques issues de post-larves collectées in-situ pour répondre aux questions suivantes : Est-ce que des larves de poissons récifaux qui recrutent et s'installent sur les récifs réunionnais peuvent provenir de l'île Maurice ? Quels enseignements en tirer pour la gestion des écosystèmes marins à l'échelle de ces deux îles ?

A l'échelle régionale, la connectivité entre les récifs coralliens de la région de l'Océan Indien occidental a été caractérisée, à l'aide du modèle de dispersion larvaire, pour répondre aux questions suivantes : Comment est structurée la connectivité marine dans la région ? Comment évolue-t-elle en fonction des durées de vie larvaires des poissons ? Quels sont les sites émetteurs et récepteurs ? Quels sont les groupes de récifs fortement connectés à l'échelle sous régionale ? Finalement, quels enseignements en tirer pour identifier les sites prioritaires de conservation ?

Le **chapitre 4** est consacré à l'étude de la connectivité en Mer Méditerranée et au sein du réseau d'AMP, à l'aide d'un modèle de dispersion larvaire. Les objectifs de ce chapitre sont de répondre aux questions suivantes : Quelles sont les caractéristiques des échanges entre les sites à l'échelle du bassin méditerranéen ? Comment ces caractéristiques sont-elles modifiées si l'on s'intéresse aux échanges entre AMP, des AMP vers la côte, de la côte vers les AMP, et enfin de la côte vers la côte ? Cette analyse met-elle en évidence des lacunes du point de vue de la cohérence écologique du réseau d'AMP méditerranéen ? Finalement,

quels enseignements en tirer à l'échelle nationale et transnationale pour la mise en place de politiques de conservation et de gestion des populations marines ?

Le **chapitre 5** est consacré à la synthèse des résultats ainsi qu'aux perspectives de ce travail. La première partie présente les implications de la connaissance de cette connectivité marine en termes de coopérations transnationales. La deuxième partie de ce chapitre présente une analyse critique des méthodes utilisées, à savoir les avantages et les limites de l'utilisation d'un modèle de dispersion larvaire pour l'étude des connectivités marines. Enfin, la dernière partie est consacrée aux perspectives de ce travail.

3 Matériels et Méthodes

3.1 Sites d'étude

Les sites d'étude sont l'Océan Indien occidental et la Mer Méditerranée. Il s'agit de deux zones climatiques distinctes, la première se trouvant en zone tropicale, et la seconde en zone tempérée. Ainsi, dans l'Océan Indien, le terme « récif » fait référence au substrat corallien, et en Méditerranée, au substrat rocheux.

3.1.1 Océan Indien

L'emprise de la zone d'étude à l'échelle régionale, dans l'Océan Indien Occidental, se situe entre 2 ° N et 35 ° S et 25 à 70 ° E (Figure 3). Elle inclut ainsi des récifs côtiers et insulaires (45 425 km²). L'emprise de la zone d'étude à méso-échelle, quand à elle, concerne les îles Maurice et de La Réunion.

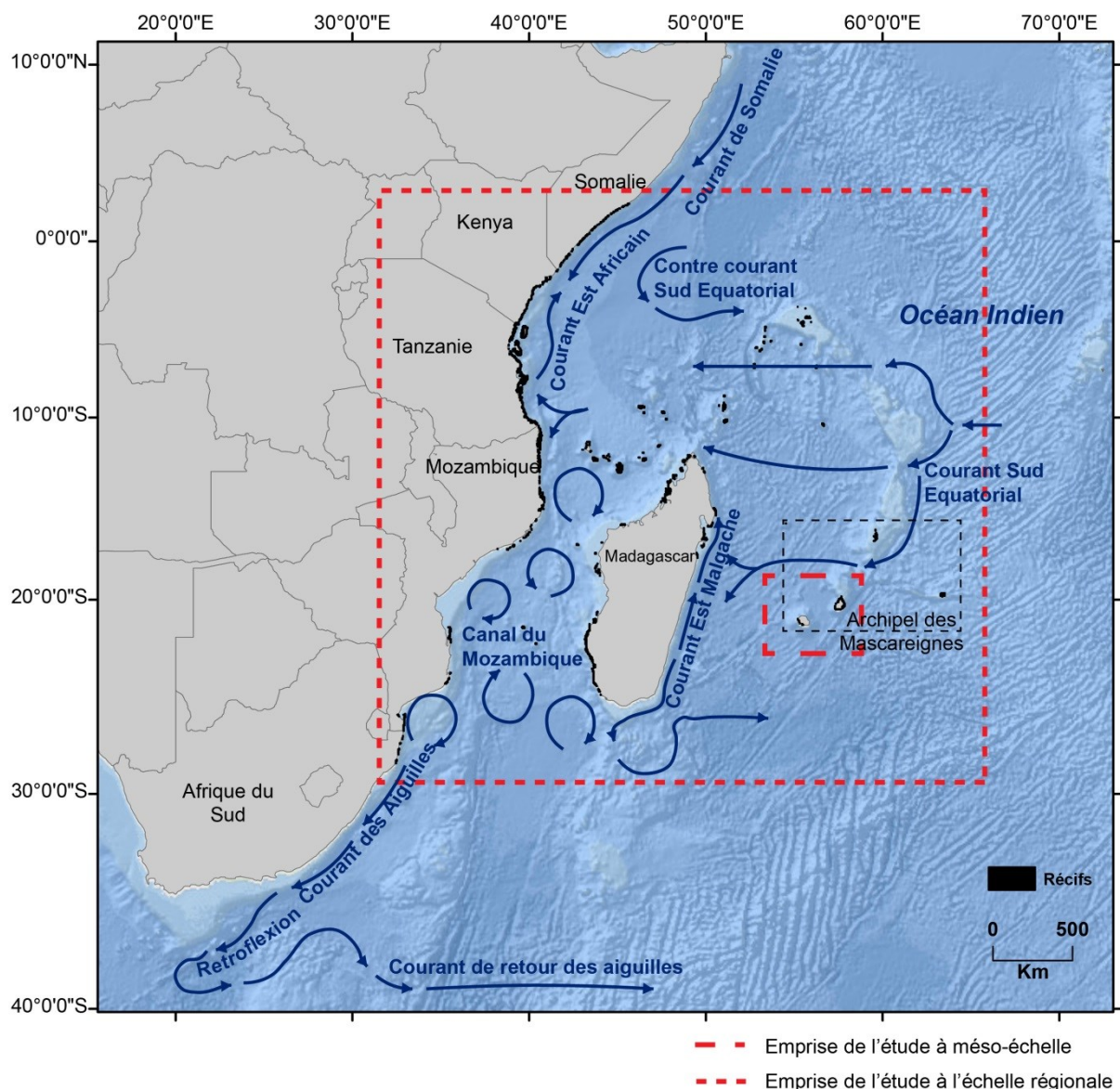


Figure 3 : Zone d'étude et principaux courants l'Océan Indien occidental (inspiré de Lutjeharms & Bornman, 2010). Les emprises des aires d'étude sont indiquées en pointillés rouges.

L'océan Indien est sous l'influence d'une circulation subtropicale anticyclonique. Le courant Sud équatorial se déplace d'Est en Ouest entre 4 ° N et 20 ° S à environ 0.1 m.s^{-1} (Woodberry et al., 1989), et se sépare en deux branches près de Madagascar (Tomczack & Godfrey, 1994 ; Chapman et al., 2003). Une branche passe au nord de l'île et diverge au niveau des Comores pour former le courant côtier Est Africain d'une part, et les tourbillons du Canal du Mozambique d'autre part. L'autre branche, le courant Est malgache, se dirige vers le sud et se prolonge le long de la côte africaine par le courant des Aiguilles. Ce courant d'origine

tropicale, rencontre à la pointe sud de l'Afrique, le puissant courant circumpolaire qui entraîne une grande partie de ses eaux vers l'est provoquant de nombreux tourbillons.

Le climat de la région est tropical. Des cyclones peuvent se produire de manière épisodique durant la saison des pluies, de novembre à mai (été austral). Ils provoquent des perturbations importantes de l'écosystème marin, à différentes échelles spatiales et temporelles, pouvant parfois affecter les récifs coralliens et modifier leur structure (Harmelin-Vivien, 1994, Gardner et al., 2005).

La région s'étend sur environ 40 degrés de latitude et accueille une grande biodiversité (Obura et al., 2004 ; WWF, 2004a, b ; Tessema & Salm, 1998). Elle abrite au moins 350 espèces de coraux (Obura, 2012), 11 espèces de mangrove, 12 espèces d'herbiers, ainsi que 1500 espèces de poissons, 3000 espèces de mollusques, 450 espèces de crabes, 300 espèces d'échinodermes et cinq des sept espèces de tortues marines répertoriées dans le monde (WWF, 2004a, b ; Guerreiro et al., 2010). Malgré ces atouts environnementaux, la région est confrontée à des défis environnementaux et de gestion des ressources (Moffat et al., 1998). Quatre menaces majeures de la biodiversité marine ont été identifiées dans la région : la surexploitation des ressources naturelles, la dégradation des habitats, les pollutions terrestres, et la pollution marine (Billé & Rochette, 2010 ; Borja et al., 2008 ; WWF, 2004a, c, d).

La première AMP de l'océan Indien occidental a été mise en place en 1965 au Mozambique (IUCN, 2000), suivie par Madagascar et le Kenya (UNEP-WCMC, 2010). Les premières AMP créées avaient tendance à être de petite taille (inférieure à 10 km²) et conçues pour protéger un habitat spécifique. Dans les années 1990, les AMP deviennent plus grandes, elles intègrent des usages multiples et sont basées sur des formes de gestion plus participatives (Rocliffe et al., 2014). Aujourd'hui, tous les pays de la région ont mis en place des AMP, excepté la Somalie où les plans de conservation sont difficiles à mettre œuvre (IUCN, 2000 ; Barrow et al., 2007). Au total 75 AMP ont été créées dans la région, soit une couverture totale de 183 975 km² (Figure 4). Cependant, cela représente moins de 10 % du plateau continental de la région (Rocliffe et al., 2014). 66 % des récifs coralliens de l'océan Indien occidental sont considérés à risque vis à vis des menaces locales, dont la moitié avec un risque élevé voir très élevé, en particulier en Somalie, Tanzanie, Comores et La Réunion, où

plus de 90 % des récifs sont menacés par les activités humaines telles que la surpêche, la pollution des bassins versants, et la pêche à la dynamite (Roccliffe et al., 2014).

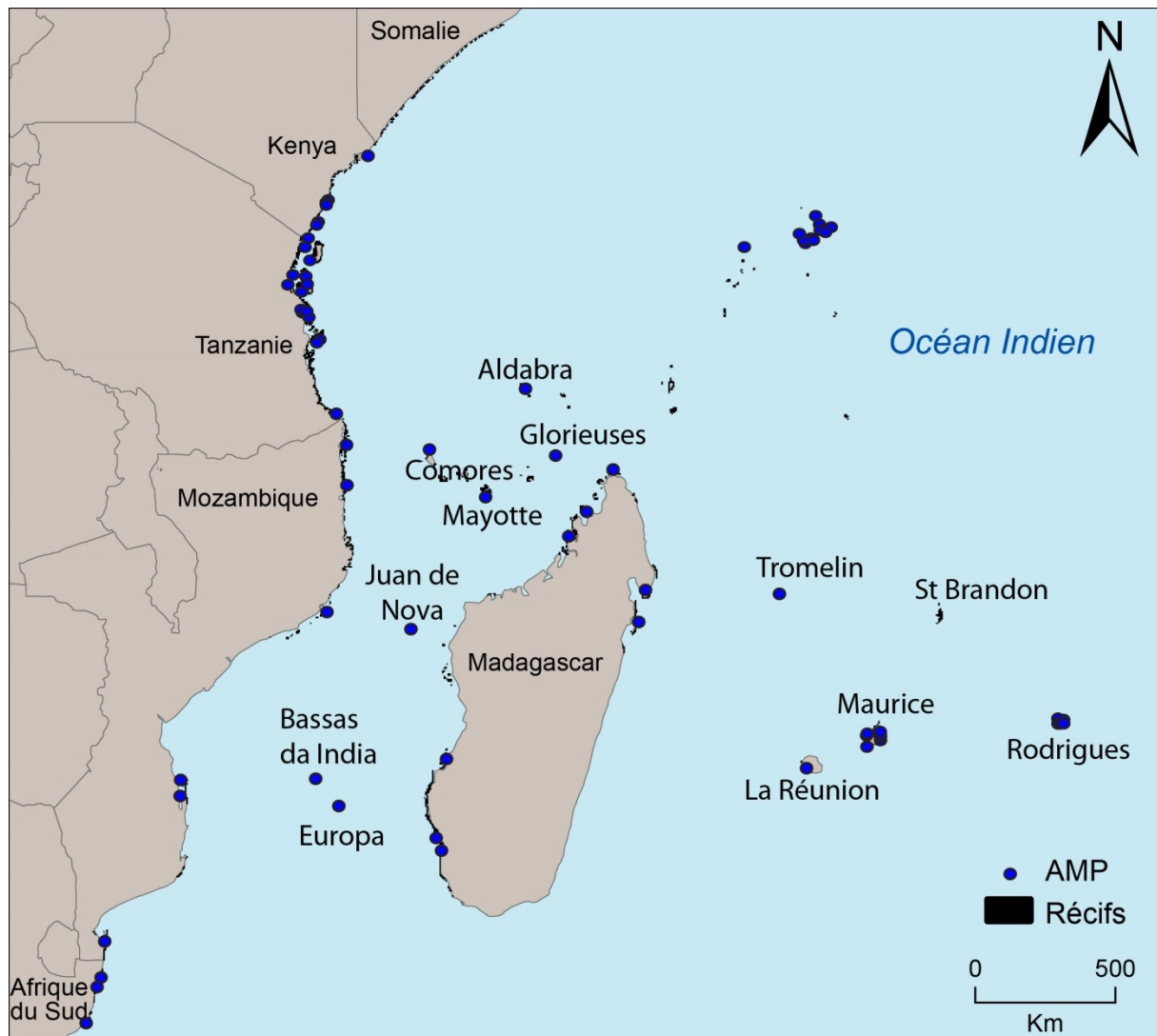


Figure 4 : Localisation des récifs coralliens et des Aires Marines Protégées de l'Océan Indien occidental

3.1.2 Mer Méditerranée

La mer Méditerranée est une mer intercontinentale qui couvre une superficie d'environ 2,5 millions de km² (Figure 5). Elle est reliée à l'océan Atlantique par le détroit de Gibraltar à l'Ouest, et à la mer de Marmara et la mer Noire à l'Est. Elle est également connectée à la mer Rouge dans le Sud-Est par le canal de Suez.



Figure 5 : Présentation et localisation de la Mer Méditerranée

La circulation générale de surface en Mer Méditerranée est relativement complexe. En effet, le bassin méditerranéen est divisé en plusieurs petites mers (Figure 5) et sa géomorphologie sous-marine est fortement accidentée. La profondeur moyenne de la mer Méditerranée est d'environ 1 500 mètres avec une profondeur maximum enregistrée à 5 267 mètres dans la mer Ionienne. La mer Méditerranée se divise en deux bassins, séparés par une dorsale peu profonde (le détroit de Sicile), entre la Sicile et la Tunisie : la Méditerranée occidentale (0,85 million km²) et la Méditerranée orientale (1,65 million km²).

Les courants de surface suivent des trajectoires tortueuses (Figure 6), influencées par la météorologie et les saisons. Ils présentent des variabilités temporelles allant de la journée à la saison. Ils peuvent former des gyres (tourbillons) de quelques centaines de kilomètres dont la durée de vie varie de quelques mois à quelques années (Millot & Taupier-Letage, 2005).

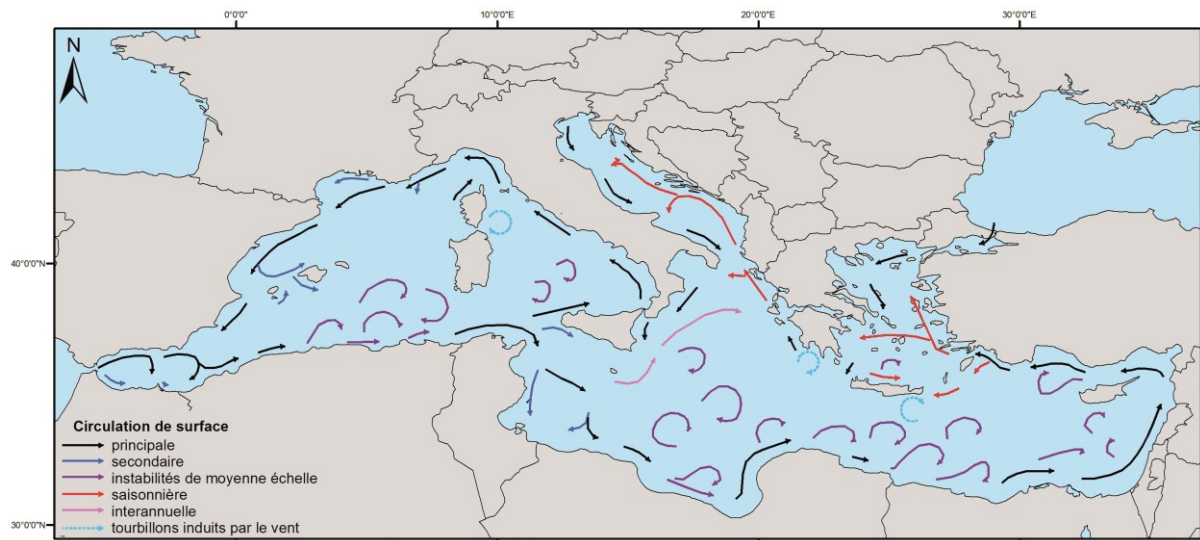


Figure 6 : Circulation générale de surface dans la Mer Méditerranée (d'après Millot et Taupier-Letage, 2005).

La température de surface (SST) annuelle moyenne de la mer montre une forte saisonnalité, avec des gradients allant d'Ouest en Est et du Nord au Sud (Hopkins, 1985). La production biologique diminue du Nord au Sud et d'Ouest en Est ; elle est inversement proportionnelle à l'augmentation de la température et de la salinité (Danovaro et al., 1999). La circulation générale de surface de la mer Méditerranée est assez complexe ; elle a déjà été décrite en détail (Hopkins, 1985 ; Pinardi et al., 2006). Les gyres résultant des courants peuvent s'étendre sur des centaines de kilomètres pendant plusieurs mois, voire plusieurs années (Millot & Taupier-Letage, 2005).

La mer Méditerranée ne représente que 0,82 % de la surface des océans. Pourtant, elle abrite 4 à 18 % de la biodiversité marine mondiale (Coll et al., 2010) avec près de 17 000 espèces marines connues à ce jour, dont plus de 600 espèces de poissons. Une grande partie des espèces marines méditerranéennes sont endémiques (Boudouresque, 2004). Coll et al. (2010) ont mis en évidence un gradient décroissant de la biodiversité allant des régions

nord-ouest vers le sud-est, associé aux patrons de production primaire. La biodiversité est également généralement plus élevée dans les zones côtières et les plateaux continentaux. Les eaux côtières peu profondes abritent des espèces clés et des écosystèmes sensibles, tels que les herbiers et les assemblages coralligènes, tandis que les eaux profondes abritent une faune unique et fragile.

La population méditerranéenne vivant sur les bandes côtières s'élève maintenant à 460 millions de personnes (environ 7 % de la population mondiale) dont 150 millions sur la côte elle-même. En 2007, les pays méditerranéens ont accueilli 275 millions de touristes, soit environ 30 % de la population mondiale. Les écosystèmes marins connaissent des niveaux de menaces sans précédent (Coll et al., 2012) telles que la dégradation et la perte d'habitat, les impacts de la pêche, la pollution, le changement climatique, l'eutrophisation et l'arrivée d'espèces exotiques. Ces menaces touchent le plus grand nombre de groupes taxonomiques de Méditerranée et beaucoup de ces espèces sont maintenant classées par l'UICN comme menacées ou en danger (Coll et al., 2010 ; Costello et al., 2010).

1,08 % de la surface de la Méditerranée est sous protection juridique et 8,22 % dans la zone des 12 miles nautiques. L'inventaire des AMP méditerranéennes réalisé par MedPAN (Gabrié et al., 2012 ; Figure 7) décompte 677 AMP, ce qui représente environ 7 % du nombre total d'AMP mondiales : 161 ont un statut national, 9 un statut international et 507 sont des sites Natura 2000 en mer. 96 % de ces AMP sont situées dans le bassin nord de la Méditerranée (83 % sans Natura 2000).

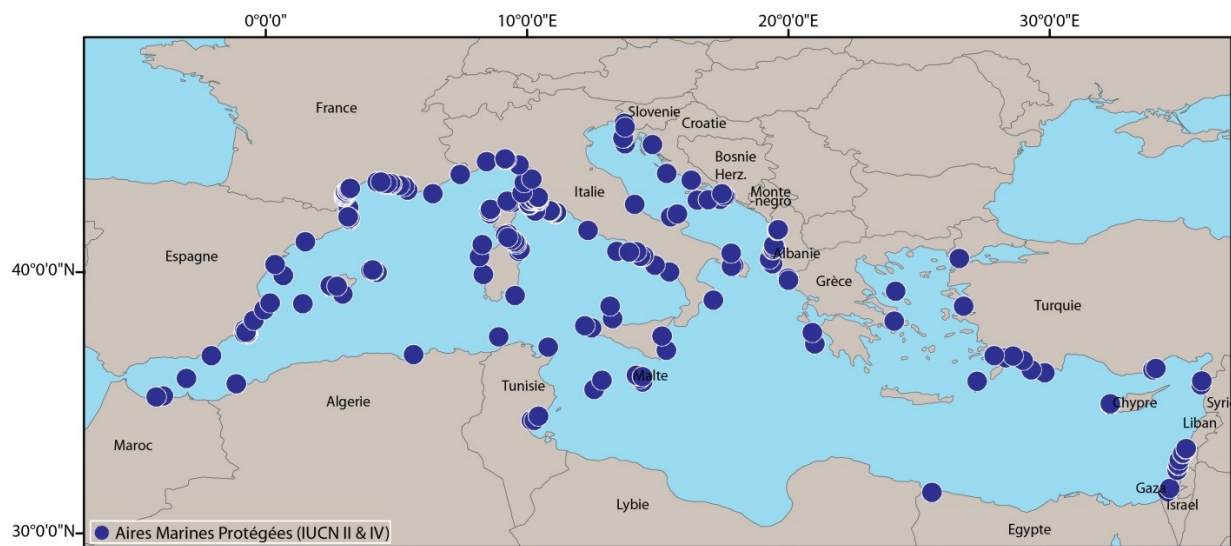


Figure 7 : Aires Marines Protégées en Méditerranées (base de données MedPAN

MAPAMED, <http://www.medpan.org/>)

3.2 Méthodes d'analyses

3.2.1 Marine Geospatial Ecology Tools, le modèle de dispersion larvaire

Les patrons de dispersion larvaire ont été modélisés à l'aide du logiciel *Marine Geospatial Ecology Tools* (MGET) (Roberts et al., 2010b ; <http://code.env.duke.edu/projects/mget>).

L'outil de modélisation est basé sur un algorithme eulérien d'advection-diffusion en deux dimensions (Tremblé et al., 2008), qui simule la dispersion hydrodynamique des larves.

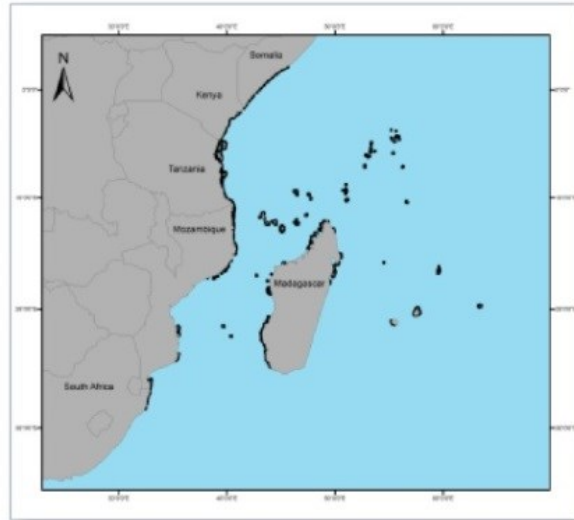
En sortie de simulation (Figure 8), l'outil fournit une série temporelle d'images représentant la concentration des larves dans la zone d'étude, et une matrice de connectivité qui précise, pour chaque paire de récifs, le pic de concentration de larves relâchées au niveau du récif source i qui atteint le récif de destination j .

L'hypothèse de base de ce modèle admet que les larves de poissons sont passives lors de la phase de vie pélagique.

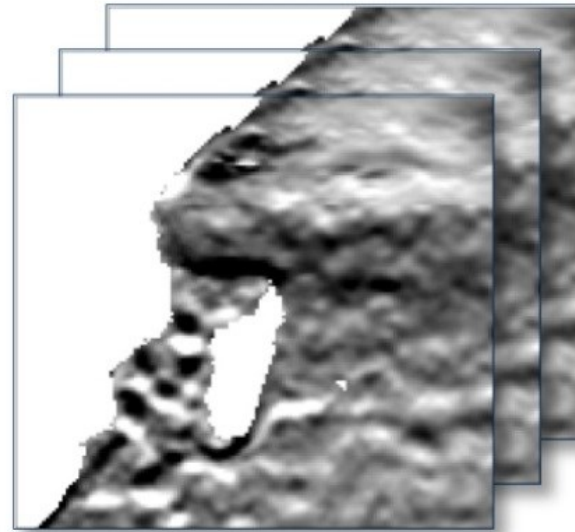
Pour la mise en œuvre de l'outil, il faut tout d'abord définir l'étendue géographique et les caractéristiques de la zone d'étude (trait de côte, habitats : récifs, substrat rocheux, herbiers, etc). Ensuite, le téléchargement des produits de courants géostrophiques issus de données altimétriques se fait via le site Internet AVISO (*Archiving, Validation and Interpretation of Satellite Oceanographic data*). Ils sont téléchargeables directement via la « boîte à outils » MGET par protocole OPeNDAP (*Open-source Project for a Network Data*

Access Protocol). Ces produits sont disponibles à différentes résolutions temporelle (journalière ou hebdomadaire) et spatiale (en fonction de la zone d'étude). Enfin, les paramètres biologiques de la simulation sont renseignés : la date de début de simulation (correspondant à la date de ponte des œufs) ainsi que la durée de la simulation (correspondant à la durée de vie larvaire pélagique). Les autres paramètres de la simulation peuvent être définis par défaut ; il peut cependant être utile de les adapter au contexte de l'étude (pas de temps, densité initiale de larves, pourcentage limite de densité de larves, coefficient de diffusion en $\text{m}^2/\text{seconde}$).

Définition de la zone d'étude



Produits de courants géostrophiques



Série temporelle d'images

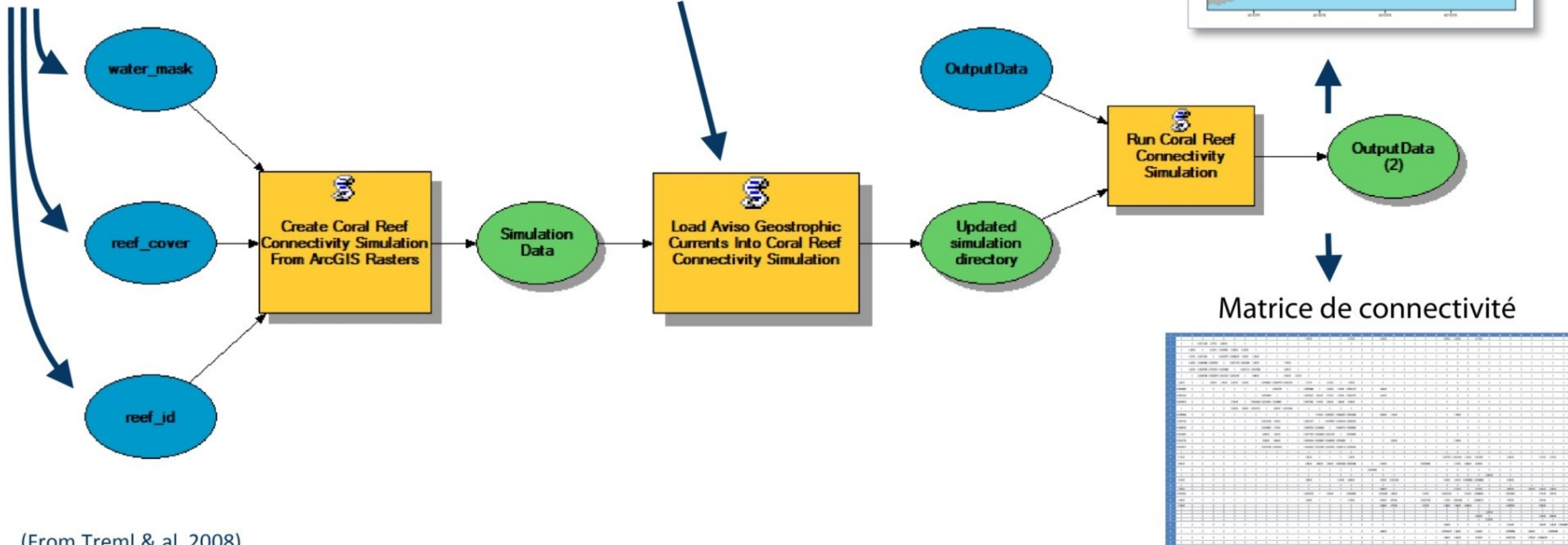
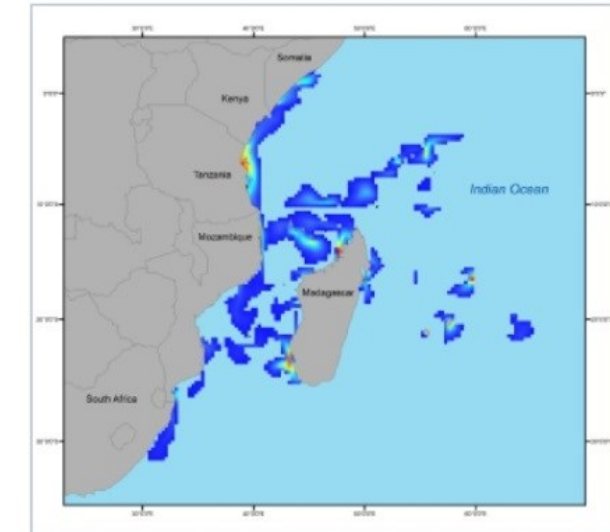


Figure 8: Le modèle de dispersion larvaire MGET

3.2.2 Analyses des sorties de modèle

Compte tenu des différents cas d'étude rencontrés, nous avons utilisé différentes méthodes d'analyse des résultats de sortie de modèle, à savoir les séries temporelles de densités larvaires et les matrices de connectivité.

3.2.2.1 Séries temporelles de densités larvaires

Les séries temporelles de densité larvaire sont une série d'images produites en sortie de modèle représentant les densités larvaires exprimées en larves par km². Elles permettent de suivre le déplacement du pool de larves dans la zone d'étude, en fonction du pas de temps défini pour la simulation. Ainsi, nous pouvons récupérer une image toutes les minutes ou toutes les heures par exemple, sur toute la durée de la simulation de dispersion larvaire.

3.2.2.2 Matrices de connectivité

Dans le cadre des études de connectivité dans l'Océan Indien et en Méditerranée, nous avons exploité les matrices de connectivité produites en sortie de modèle afin de générer des segments spatiaux ou des matrices de migration entre les sites.

- **Segments spatiaux**

Les matrices de connectivités produites en sortie de modèle peuvent être représentées sous forme de segments spatiaux (logiciel ArcGIS 10.2.2), reliant les paires de sites connectés. Ces segments informent sur la concentration, la distance et la direction du flux larvaire.

L'analyse de ces segments spatiaux permet également de déterminer le niveau de connectivité globale à l'échelle de la région : la connectance, qui est le ratio entre les connexions réalisées sur les connexions possibles.

- **Matrices de migration**

Les matrices de connectivité obtenues en sortie de modèle permettent de produire des matrices de migration (logiciel R, R Development Core Team, 2012). Ces matrices de migration représentent soit la proportion de larves venant de chaque site (matrice d'import de larves), soit la proportion de larves exportées vers chaque site (matrice d'export de larves).

- **Clustering**

Les matrices de connectivité obtenues en sortie de modèle peuvent également servir à identifier les groupes de récifs fortement connectés à l'échelle sous régionale. Le clustering

est une méthode statistique d'analyse des données, qui vise à diviser un ensemble de données en différents groupes homogènes partageant des caractéristiques communes. Ainsi, les objets réunis au sein d'un même groupe (appelé cluster) sont d'avantage similaires entre eux que ceux des autres groupes. Cela permet de découvrir les groupements naturels d'un ensemble d'objets (Jain, 2010). Pour obtenir un bon clustering, il faut minimiser l'inertie intra-classe pour obtenir les clusters les plus homogènes possibles, et maximiser l'inertie inter-classe pour obtenir des sous-ensembles bien différenciés.

Pour cette analyse, nous avons utilisé l'outil APCluster, implémenté sous le logiciel R (Bodenhofer et al., 2011). Il s'agit d'une méthode d'« affinity propagation » dont l'algorithme est basé sur le « passage de messages » entre points. Contrairement aux autres algorithmes de clustering (k-means ou k-medoids), il n'est pas nécessaire de déterminer ou d'estimer le nombre de clusters avant d'exécuter l'algorithme. L'outil APCluster a été initialement développé pour regrouper des photos de visages, détecter des gènes dans les données de puces à ADN, identifier les phrases représentatives dans un manuscrit ou encore dans l'étude des connexions entre aéroports (Frey & Dueck, 2007).

- Indice de centralité

L'analyse de clustering peut être approfondie par un indice de centralité. La centralité se réfère aux indicateurs qui permettent l'identification des nœuds les plus importants dans un réseau. Ce concept a d'abord été développé dans l'analyse de réseaux sociaux pour identifier la ou les personnes les plus influentes dans un réseau par exemple.

La centralité d'intermédiarité permet de mettre en évidence les récifs centraux, qui agissent comme des passerelles au sein du réseau. En effet, les sites ayant un indice de centralité fort sont essentiels pour permettre le passage d'individus et donc de gènes à travers le réseau sur plusieurs générations. Ils sont ainsi identifiés comme sites prioritaires de conservation.

L'indice de centralité d'intermédiarité a été déterminé à partir des matrices de connectivité à l'aide de l'outil *igraph* implémenté sous le logiciel R (Csardi & Nepusz, 2006). Les résultats sont également présentés en termes d'occurrence pour identifier les sites avec une forte centralité indépendamment de la durée de vie larvaire des espèces.

4 Evaluation de la connectivité dans l'Océan Indien

4.1 La connectivité à méso-échelle, entre Maurice et La Réunion

Dans le cadre de cette étude, nous avons cherché à déterminer si des larves de poissons récifaux qui recrutent et s'installent sur les récifs réunionnais peuvent provenir de Maurice, distante de 200 km. Pour ce faire, nous avons confronté les résultats issus de simulation de dispersion larvaire avec des observations biologiques de post-larves in-situ.

Ce travail a donné lieu à une publication intitulée « *Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions* », (Crochelet et al., 2013 ; Ocean and Coastal Management), présentée dans le Chapitre 4.1.4.

4.1.1 Méthodes

Le modèle de dispersion larvaire a été paramétré à l'aide des données biologiques issues des analyses otolithométriques. L'espèce cible dans cette étude est le mérou gâteau de cire (Figure 9), connu à la Réunion sous le nom créole « macabit » (*Epinephelus merra*, Bloch 1793), Cette espèce est largement distribuée dans la région Indo-Pacifique (Randall & Heemstra, 1993).



Figure 9 : *Epinephelus merra* (J.E. Randall)

Les larves ont été collectées sur la côte Ouest de l'île, à St Paul et St Leu, lors de l'épisode de recrutement massif de larves du 15 mars 2002 faisant suite à un épisode cyclonique. Les informations sur les stades de vie larvaire du mérou ont été recueillies en laboratoire par analyse otolithométrique. Les otolithes sont des concrétions minérales, métaboliquement inertes, situées au niveau de l'oreille interne des poissons osseux (Figure 10). Elles ont la propriété d'incorporer et archiver quotidiennement, et de façon permanente, les éléments chimiques contenus dans l'eau environnante, au cours de la croissance des individus. Ils enregistrent ainsi tous les événements marquants de la vie du poisson depuis sa naissance (Campana et al., 1999). Il est ainsi possible de connaître très exactement l'âge en jours grâce à des marques très fines déposées quotidiennement sur les otolithes. L'épaisseur de ces accroissements journaliers va également permettre de déterminer les différentes étapes du développement larvaire (éclosion, résorption des réserves vitellines, ouverture buccale, premier repas planctonique...). Les variations des conditions de vie du milieu (changement de milieu, abondance ou absence de nourriture, pollutions, stress...) sont également identifiables à partir d'une part, des variations d'épaisseur des marques journalières et d'autre part, de leur composition chimique.

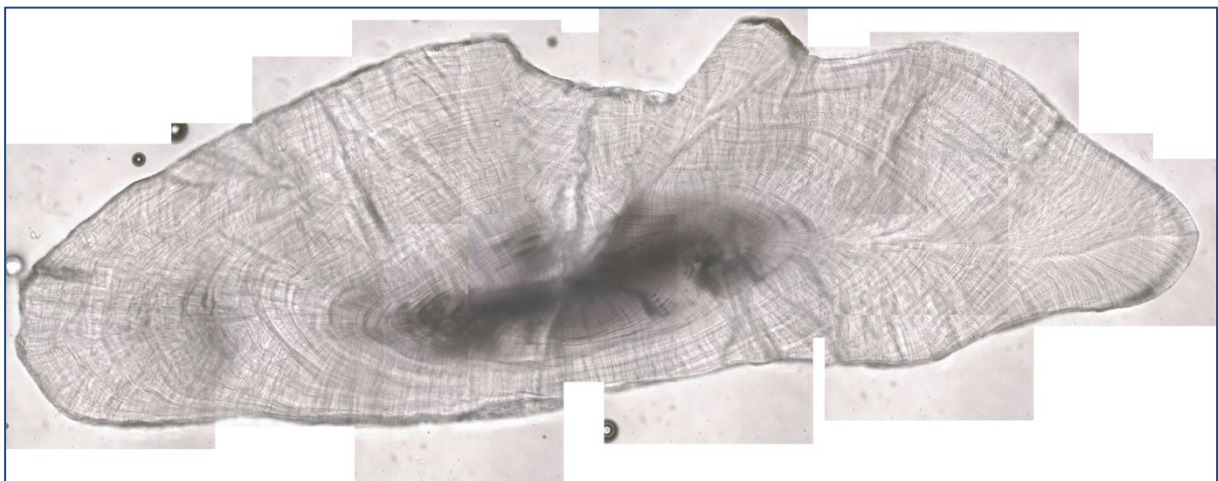


Figure 10 : Coupe transversale fine d'un otolithe d'*Epinephelus merra* (A. Riou)

Les résultats issus de cette analyse ont permis de paramétrer le modèle MGET avec une date de libération des larves fixée au 31 Janvier 2002 et une durée de vie larvaire pélagique de 29.5 jours (± 1.2 jours).

La date d'arrivée des larves sur les récifs réunionnais, déterminée par analyse otolithométrique, a ainsi pu être comparée avec la date prédite par le modèle. Pour ce faire nous avons utilisé les cartes de séries temporelles de densité larvaire afin de suivre l'évolution du pool de larves.

4.1.2 Résultats principaux

Les résultats de l'analyse otolithométrique ont révélé que les larves recueillies sur la côte Ouest de l'île de La Réunion, à St Paul et à St Leu, appartiennent probablement à la même cohorte et ont été transportées dans les mêmes conditions environnementales durant leur phase pélagique (Pothin, 2005).

La simulation de dispersion larvaire (Figure 11) montre que les larves relâchées depuis les récifs réunionnais sont entraînées vers le sud-ouest, alors que les larves relâchées depuis les récifs mauriciens, également transportées vers le sud-ouest, atteignent les côtes nord-est de La Réunion 4 jours plus tard, et les sites de collecte 15 jours plus tard. Cela correspond à la gamme de temps déduite des analyses otolithométriques (29.5 jours). La simulation met également en évidence que les larves relâchées depuis les autres récifs voisins de la région (Rodrigues, Saint Brandon, Tromelin et la côte Est malgache) n'atteignent pas les récifs réunionnais.

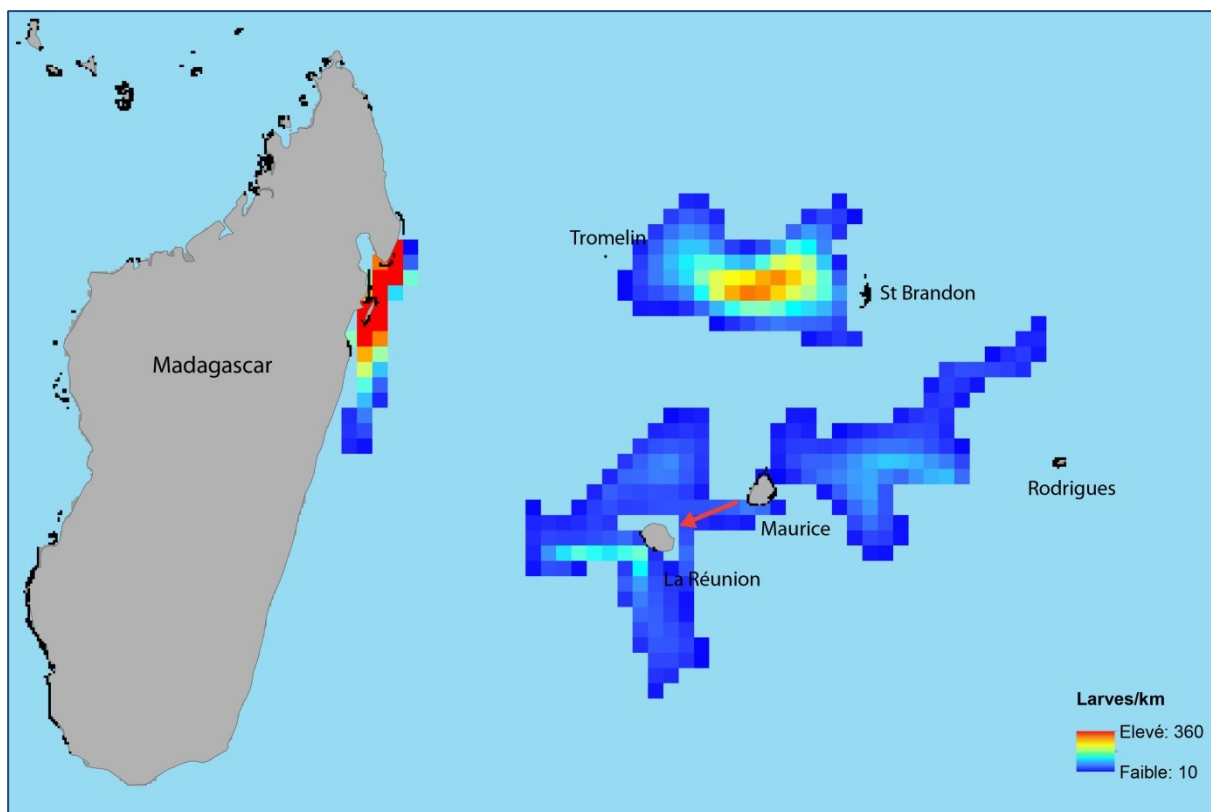


Figure 11 : Transport des larves de macabit entre l'île Maurice et La Réunion entre le 31 janvier et le 19 février 2002.

4.1.3 Discussion

D'après ces résultats, nous avons émis l'hypothèse d'une arrivée probable des larves depuis l'île Maurice. Néanmoins, deux questions demeurent.

Premièrement, comment expliquer cette différence entre la DVL déduite par analyse otolithométrique et la date de recrutement prédite par le modèle ? L'une des réponses possibles est que les larves auraient été retenues par des phénomènes hydrodynamiques à fine-échelle, à proximité de la côte. Compte tenu de la résolution spatiale des produits courantologiques utilisés, ces phénomènes ne sont pas pris en compte dans la simulation de dispersion larvaire. Ainsi, soit l'arrivée des larves jusqu'aux sites de prélèvement aurait été ralentie, soit ces conditions auraient facilité la rétention des larves devant les sites de prélèvement, en attendant les conditions optimales de recrutement sur le récif. Les larves auraient par exemple pu attendre la nouvelle lune avant de coloniser le récif, pour diminuer leurs risques de prédation (Dufour, 1992).

Deuxièmement, peut-on exclure l'hypothèse d'auto-recrutement à La Réunion ? Bien que les simulations de dispersion larvaire montrent que les larves relâchées depuis les récifs de La Réunion s'éloignent des côtes, l'analyse otolithométrique n'exclue pas cette hypothèse. Elle suggère simplement qu'une connexion avec les récifs mauriciens est possible. Nous pouvons imaginer que les phénomènes hydrodynamiques décrits ci-dessus influencent la dispersion des larves relâchées depuis La Réunion, et facilitent ainsi un auto-recrutement. De plus, il ne faut pas omettre l'influence des cyclones à cette période, qui ne sont pas pris en compte dans la simulation de dispersion larvaire. Durant cette période, trois cyclones ont traversé la région des Mascareignes. Le cyclone Harry qui est passé à l'Ouest de La Réunion entre le 6 et le 13 mars 2002, a généré des perturbations orageuses sur des centaines de kilomètres. Il pourrait ainsi être à l'origine d'un retour des larves sur leur île natale. Ces phénomènes de recrutement massif ont déjà été observés dans les mêmes conditions environnementales à La Réunion en 1994 (Letourneur et al., 1998) et dans d'autres régions du monde (Kami & Ikera, 1976 ; Pillai et al., 1983 ; Robertson, 1988 ; Shenker et al., 1993 ; Thorrold et al., 1994). Ainsi, des conditions orageuses (très fortes pluies, vents violents), emmenant les eaux de surface à la côte, associées à une phase lunaire favorable, pourraient favoriser le recrutement des poissons récifaux.

Pour conclure, bien que la simulation de dispersion larvaire suggère que les larves recueillies sur le récif réunionnais proviennent de l'île Maurice, nous ne pouvons pas écarter l'hypothèse que certaines d'entre elles sont issues d'autorecrutement. Il est important de considérer la contribution des stocks mauriciens dans les plans de gestion des stocks de poissons réunionnais, puisque les écosystèmes sont intrinsèquement liés. Par exemple, la dégradation de l'écosystème marin à Maurice peut avoir un impact direct sur les stocks de poissons de La Réunion. La gestion locale à La Réunion doit donc être réfléchie au niveau régional, en prenant en compte les patrons de connectivité, et en distinguant les sites émetteurs et récepteurs.

4.1.4 Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions (Crochelet et al., 2013; Ocean and Coastal Management; [doi:10.1016/j.ocecoaman.2013.10.002](https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.002)).

Title

Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions

Authors

Estelle Crochelet*, Pascale Chabanet, Karine Pothin, Erwann Lagabriele, Jason Roberts, Gwenaëlle Pennober, Raymonde Lecomte-Finiger, Michel Petit.

Authors' addresses

Estelle Crochelet*, IRD - CoRéUs (UR 227) / ESPACE-DEV (UMR 228), CS 41095 - 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Pascale Chabanet, IRD CoRéUs (UR 227), CS 41095 - 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Karine Pothin, Réserve Naturelle Marine de la Réunion, La Saline les Bains, Réunion.

Erwann Lagabriele, IRD/ESPACE-DEV (UMR 228), Sainte Clotilde, Réunion ; Nelson Mandela Metropolitan University, Botany Department, George, South Africa.

Jason Roberts, Duke University, Marine Geospatial Ecology Laboratory, Nicholas School of the Environment, Durham, NC 27708, USA.

Gwenaëlle Pennober, IRD/ESPACE-DEV (UMR 228), Sainte Clotilde, Réunion.

Raymonde Lecomte-Finiger, CNRS, Laboratoire de Biologie et d'Écologie Tropicale et Méditerranéenne, UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Perpignan, France.

Michel Petit, IRD/France-Sud direction, 911 Avenue Agropolis, 34394 Montpellier Cedex, France.

Corresponding author

Estelle Crochelet

Tel.: +262 (0)2 62 29 99 02; Fax: +262 (0)2 62 48 33 53

E-mail address: estelle.crochelet@ird.fr

Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Parc Technologique Universitaire, 2 rue Joseph Wetzell, CS 41 095, 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Abstract

The pelagic larval period is probably the least understood life stage of reef fish, yet the processes of larval dispersal and settlement exert a strong influence on the persistence of reef fish populations. A thorough understanding of these processes is essential to determining whether distant populations are connected and how to adapt management plans to patterns in connectivity. Managers may erroneously assume that local populations are isolated when they are actually replenished by distant reefs beyond their jurisdiction. Researchers increasingly rely on numerical hydrodynamic models that simulate the spatiotemporal dispersal of larvae by ocean currents to elucidate these connections and guide marine spatial planners, yet relatively little work has been done to validate these models with empirical data. In this study, we tested a dispersal simulation model against in situ observations of young post-larval fish to investigate whether larvae settling at La Réunion (in the western Indian Ocean) might have originated at Mauritius, 200 km distant. First, we collected post larval specimens of honeycomb grouper (*Epinephelus merra*) shortly after an episodic mass settlement that occurred in 2002 at La Réunion. Using sclerochronology, we established the age of the fish from their otoliths. Finally, we simulated dispersal of larvae from La Réunion, Mauritius, and other reefs in the region by ocean currents using a 2D Eulerian advection-diffusion model driven by current velocities derived from satellite remote sensing. The simulation suggested that larvae spawned at La Réunion were carried away from the island while larvae spawned at Mauritius were carried to La Réunion. The otolith-derived ages of the fish were compatible with this hypothesis, when we accounted for the time required for larvae to drift from Mauritius to La Réunion. The combined results suggest a dispersal connection from Mauritius to La Réunion. To best maintain populations of adult reef fish at La Réunion, managers should protect stocks spawning at Mauritius. Although more study is needed to characterize patterns of regional connectivity and account for seasonal and inter-annual variations in these patterns, the example presented here demonstrates the possibility of distant connections in the western Indian Ocean. We urge managers in the region to look beyond their own jurisdictions, view

their jurisdictions as part of a connected network, and undertake a collaborative approach to protecting the network as a whole.

Keywords

Coral reef, Connectivity, Conservation (=MPA), *Epinephelus merra*, Fishery management, Larval duration, Remote sensing

1. Introduction

Many marine reef fish species have two distinct life stages: a pelagic larval stage lasting from several days to several months followed by a benthic stage after recruitment (Dufour, 1992; Shima, 2001; McCormick et al., 2002; Lecchini and Galzin, 2003; Irisson et al., 2004). Dispersal of larvae during the pelagic stage connects geographically distant habitat (Treml et al., 2008) and is a vital process for species evolution, genetic mixing, and overall adaptation of reef fish populations (Caley et al., 1996; Shulman, 1998; Planes, 2002). Integrating connectivity patterns into marine ecosystem management is important (Roberts, 1997; Mora and Sale, 2002), especially in a global context of severe fish stocks depletion (Jackson et al., 2001) and growing degradation of coral reefs (Burke, 2011) due to the combined impacts of human activities and climate change (Roberts et al., 2002; Hughes et al., 2003). The assumption of self-recruitment and the belief that local fish populations are usually replenished by their own recruits is now dominant in the literature (Jones et al., 1999; Bay, 2000; Cowen et al., 2000; Fowler et al., 2000; Kingsford, 2000; Ochavillo et al., 2000; Jones et al., 2005; Almany et al., 2007). Indeed, populations maintained by self-recruitment should be managed locally to maintain the genetic pool. However, if there is substantial exchange between geographically distinct populations, those species should be managed at a broader scale (Botsford et al., 2003), for instance through larger single marine protected areas (MPAs) (Claudet et al., 2008) or spatial reserve networks (Lockwood et al., 2002).

Mechanisms affecting larval transport include hydrodynamic transport (Masterson et al., 1997) and biological traits of larvae. Larvae have swimming and sensory capabilities that enable them to control part of their dispersal (Sale and Cowen, 1998; Kingsford et al., 2002; Leis, 2002). Determining larval dispersal patterns based on in situ observation has always been a major challenge due to the small size of larvae and long dispersal distances, which

can be up to hundreds of kilometers from the initial release site (Leis, 1984; Victor, 1987; Clarke, 1995). In response, researchers have developed a variety of approaches to assess patterns of larval dispersal and fish population connectivity across the marine environment, including genetics (Shulman, 1998; Planes, 2002), chemical tagging (Jones et al., 1999; Swearer et al., 1999), stable isotopes (Peterson et al., 1985; Schwarcz et al., 1998; Blamart et al., 2002), otolith chemistry (Fowler et al., 1995; Campana et al., 1997) and otolith shape analysis (Smith, 1992; Torres et al., 2000; Pothin et al., 2006). Given the limited feasibility of the abovementioned methods across large regions, numerical transport models have been developed to infer pattern of larval dispersal (Schultz and Cowen, 1994; Roberts, 1997; Cowen et al., 2000; Trembl et al., 2008; Mora et al., 2011). These models are increasingly being used worldwide for the design of MPAs (Planes et al., 2009; Callwood, 2010; Bode et al., 2012; Andrello et al., 2013), fisheries management (Gaines et al., 2010) and disaster management (e.g. oil spills, tsunamis, cyclones, Allison et al., 2003). Comparing dispersal models to in situ observations is crucial to assess the models' validity and thereby better inform marine spatial planning efforts (Game et al., 2008).

In this study, we tested whether the ages of honeycomb grouper (*Epinephelus merra*, Bloch 1793) larvae collected in situ during a mass settlement at La Réunion (in the western Indian Ocean) were consistent with a hydrodynamic model's prediction that the larvae originated at distant Mauritius. By comparing the ages of the settling larvae to the predicted time for them to drift from Mauritius to La Réunion, we sought to determine whether such a connection was possible (by finding that the larval ages were approximately equal to the drift time) or impossible (e.g. by finding that the settling larvae were too young to have drifted that far). A finding that the connection was possible should instill marine spatial planners with additional confidence that hydrodynamic models can provide realistic predictions of patterns in connectivity, that distant connections are possible, and that management plans must account for these connections (e.g. by implementing multinational networks of marine reserves).

2. Methods

2.1 Study area

The study area (Fig. 1) encompassed latitudes 14°S and 27°S and longitudes 48°E and 65°E in the western Indian Ocean. We selected these boundaries to account for all sources of honeycomb grouper larvae that might reasonably be expected to be within dispersal range of La Réunion. These sources include reefs at La Réunion itself, Mauritius, Rodrigues, Saint Brandon Rocks, Madagascar and Tromelin.

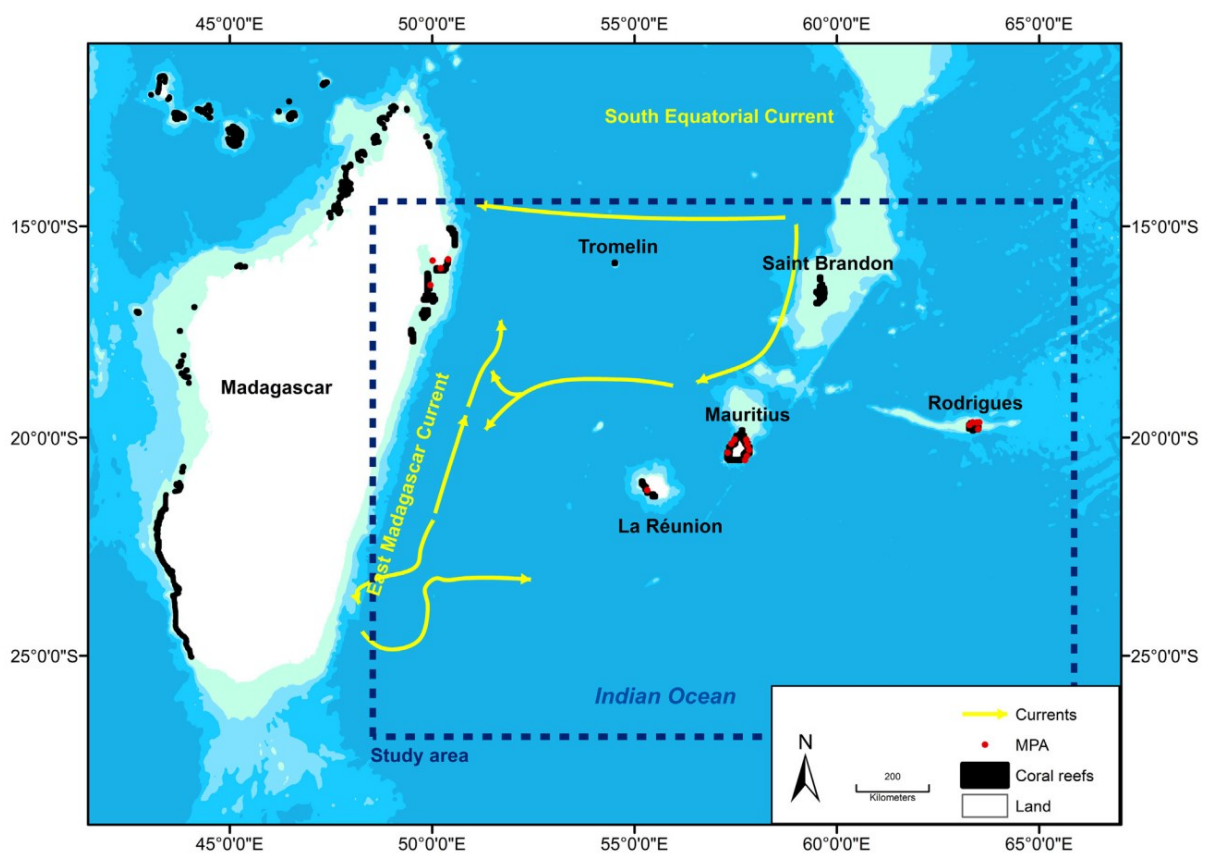


Figure 1: The domain of the study within the Western Indian Ocean.

The Madagascar coastal reefs included in this study are situated along the northeast coast of the island. Three hundred and fifty kilometers eastward lies Tromelin, part of the Scattered Islands. It is a small island surrounded by coral reefs. Along with Rodrigues, Mauritius and La Réunion, Saint Brandon Rocks is part of the Mascarene archipelago. Saint Brandon Rocks are a group of about 16 small islands situated northeast of Mauritius. Rodrigues is located about

650 km east of Mauritius. The island is enclosed by a fringing reef encompassing a very shallow lagoon. Mauritius is almost completely surrounded by coral reefs with substantial lagoon and barrier reef development along the east and southeast coasts. At La Réunion, coral reef formations form a discontinuous fringing reef belt located on the leeward dry side of the island (the west coast). There are also some scattered coral heads along the east coast.

All these reefs are under the influence of the South Equatorial Current (SEC) flowing east to west in this region at approximately 0.1 m s^{-1} (Woodberry et al., 1989, Fig. 1). The SEC splits into the Mozambique Current and the East Madagascar Current when it reaches Madagascar (Tomczak and Godfrey, 2003). The climate is tropical. Episodic cyclones, occurring during the rainy season (November to May) can submit the islands to high energy climatic and hydrodynamic conditions (Tessier, 2005). The cyclones have variable trajectories but generally follow a southwesterly direction (Ginis, 2002).

Four marine protected areas (MPAs) are located along the northeast of Madagascar (Fig. 1). The Nosy Atafana Marine Park (1 000 ha) created in 1989 is part of the UNESCO Biosphere Reserve of Mananara Nord. Further north, Tanjona, Cap Masoala, and Tampoalo Marine Parks created in 1997 are part of the Masoala National Park and encompass a total surface area of 81 km^2 . At Rodrigues, the creation of four marine reserves (Grand basin, Passe demi, Anse aux anglais, Rivière banane) was approved in 2006 at the northern lagoon, and one marine park in 2009 (South East Marine Protected Area, 42.7 km^2) along the southeast of the island. At Mauritius, 30% of coral reef formations have been protected within two National Parks since 1997, and six Fishing Reserves were declared MPAs in 2000. At La Réunion, since 2007, 75% of the fringing coral reef area is included in an MPA (Réserve Naturelle Nationale Marine). Tromelin and Saint Brandon Rocks are not currently protected.

2.2 Fish data collection

Fish data were collected for the honeycomb grouper, (*E. merra*, Bloch 1793), which is widely distributed in the Indo Pacific region (Randall and Heemstra, 1993). It usually inhabits structurally complex coral reef or rocky substrata on reef flats and slopes at depths shallower than 20 m, but may occasionally be found as deep as 50 m (Smith and Heemstra, 1986). Several studies describe the general biology and reproduction of *E. merra* (Harmelin-

Vivien and Bouchon, 1976; Smith and Heemstra, 1986; Taquet and Diringer, 1992; Randall and Heemstra, 1993).

We collected post larval specimens of *E. merra* during a mass settlement event at La Réunion on 15 March 2002 at two sites (where settlement was very important) on the west coast of the island, Saint Paul (21.014463°S, 55.232869°E) and Saint Leu (21.174081°S, 55.286252°E), located 30 km apart (Fig. 1). We caught 100 individuals at each site, using light traps in the Bay of Saint Paul and a scoop net on the shallow flat reef of Saint Leu. We immediately preserved the collected fish in 70% ethanol until the measurement and dissection of otoliths. In the laboratory, we determined fish mass (dry weight) to the nearest 0.1 g and the standard length, total length, body depth and head length to the nearest 0.1 mm using sliding calipers. Subsequently, we dissected the fish under a stereo microscope to remove the sagittal otoliths.

2.3 Otolimetric study

Sclerochronology, the study of calcified structures to reconstruct the past history of living organisms, is central to fish biology and fisheries management. Different calcified structures (otoliths, scales, skeleton) can be used to estimate the age and growth of fish. In this study, otoliths were preferred because they are already formed when larvae are hatched (Panfili et al., 2002).

We determined the age of settling fish using the sagitta of otoliths. First, we obtained thin transverse sections encompassing the nucleus and perpendicular to the sulcus by mounting the otoliths on glass microscope slides with thermolabile resin (Crystal Bond®) and hand polishing them using 1 000 grit sandpaper and a series of alumina polishing slurries (3, 1, and 0.3 mm) until the core and the surrounding micro increments could be observed clearly. We examined the otolith sections with transmitted light at 400x magnification using a video image system. Transverse sections of sagittal otoliths of new settlers showed regular daily growth increments with contrasting opaque and translucent bands clearly discernible with light microscopy. Sagittae displayed a prominent growth increment believed to be a hatch check surrounding the primordium. We used this prominent increment as the starting point in counting increments. The transition from the pelagic larval phase to post settlement demersal life corresponds with a major change in optical density of the otolith, also called

the settlement mark (Wilson and McCormick, 1999). We determined the elapsed time between hatching and settlement, known in the connectivity literature as the pelagic larval duration (PLD), by counting daily increments from the hatch check to the settlement mark. Increments outside the settlement mark corresponded to the demersal post settlement phase (post larval duration); we added these to the PLD to estimate total age (in days). We counted and measured pre and post settlement increments along the same axes. Otoliths were blind coded and examined in random order by two independent observers. We considered the age estimates valid only if the two observers obtained identical counts. Finally, we back calculated hatching dates by subtracting the age from the date of collection. Supplementary video related to this article can be found at <http://dx.doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2013.10.002>.

We tested for inter-site differences in size class frequency distributions of standard length, total length, body depth, and head length of recruits using the Kolgomorov Smirnov test, and analyzed the intra site variation in these parameters using a Model II ANOVA (random-effects model anova, Zar, 1999). We performed all statistical analyses using SPSS for Windows 11.0 (2001) (Sokal and Rohlf, 1995; Underwood, 1997).

2.4 Hydrodynamic connectivity model

To model larval connectivity between La Réunion and Mauritius prior to the mass settlement event, we simulated the dispersal of larvae from the islands' reefs using the modeling framework of Treml et al. (2008), implemented by the Coral Reef Connectivity Simulation tool in the Marine Geospatial Ecology Tools (MGET) software (Roberts et al., 2010). This framework simulates the transport of larvae by dynamic ocean currents and turbulent diffusion using a two-dimensional Eulerian advection diffusion algorithm. In this scheme, larvae are treated as a dye concentrated initially at natal reefs and spread by advection (currents) and diffusion (turbulence) as the simulation progresses. The output of the simulation is a time series of images showing the concentration of larvae throughout the study area and a matrix that specifies, for each pair of source and destination reefs, the peak concentration of larvae released by the source reef that reached the destination reef.

To apply the dispersal model to our study area, we first determined the geographic extent of the coastal and island reefs within the 1933x1465 km study area at high resolution using

shoreline data from the Global Self consistent, Hierarchical, High resolution Shoreline database (GSHHS, <ftp://ftp.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhs/>, Wessel and Smith, 1996). We extracted reef locations at a resolution of 1 km from the World Atlas of Coral Reefs assembled by the United Nations Environment Programme, World Conservation Monitoring Centre (UNEP WCMC). To drive advective transport in the simulation, we downloaded daily-averaged surface geostrophic current velocities from AVISO (<http://www.aviso.oceanobs.com/>; we used the 1/3° resolution DT MSLA Ref dataset) for 31 January thorough 5 March, 2002. We organized all data as rasters projected into the World Mercator coordinate system with the WGS84 datum and a 33 km cell size. Finally, we parameterized and executed the MGET tool using biological variables estimated from the otolith analysis (see 3.1), including the larval release time (31 January 2002) and PLD (29.5 ± 1.2 days).

3. Results

3.1 Fish data analysis

No significant differences in size class frequency distributions of total length, standard length or head length were evident between settling *E. merra* collected at the two sites (Fig. 2a-c). Size class frequency distributions of body depth differed significantly (Kolgomorov Smirnov, $Z = 3.69$, $p = 0.0001$), with Saint Leu having a larger representation of settlers in the lower size classes (Fig. 2d). Mass of settling fish (means $\pm$ SD; ANOVA, $F_{1,219} = 2.635$, $p = 0.106$) was not significantly different between the sites (0.91 ± 0.17 g and 0.87 ± 0.14 g respectively; means $\pm$ SD).

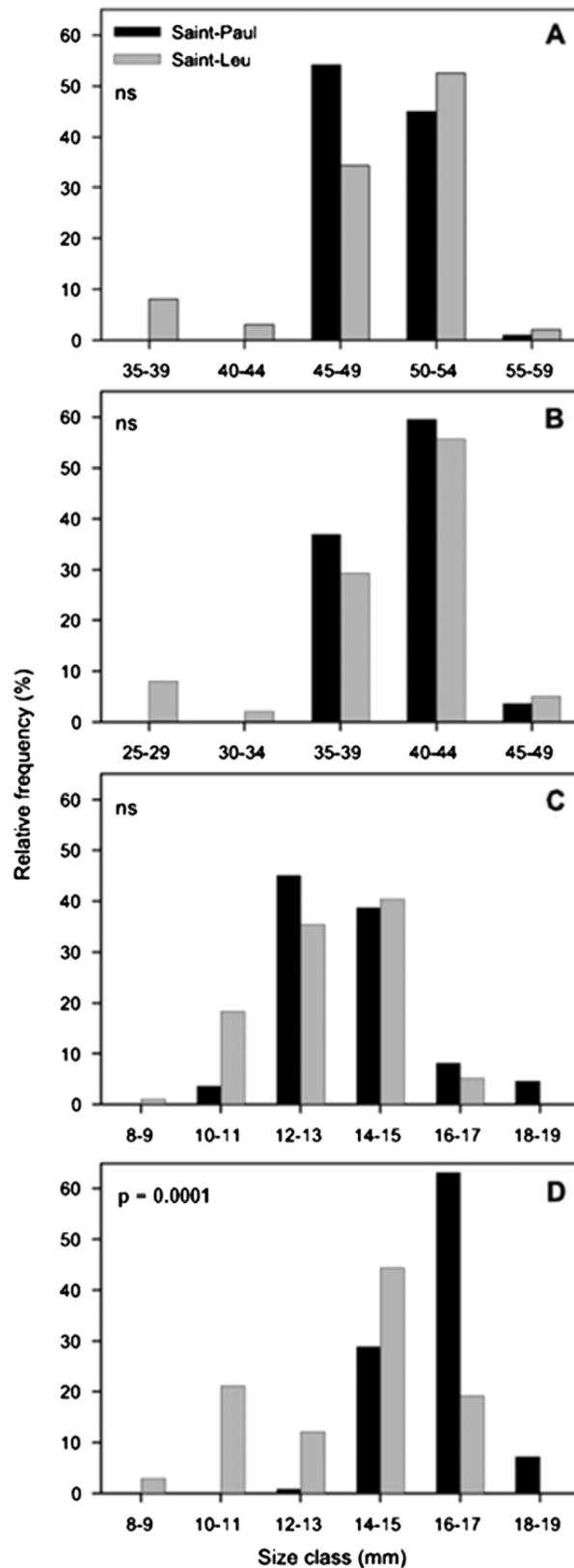


Figure 2: Size class frequency distributions of *Epinephelus merra*: a) total length, b) standard length, c) head length, and d) body depth of recruits collected on 15 March 2002 at Saint-Paul and at Saint-Leu.

Otolith analysis revealed that settlers collected from Saint Paul and Saint Leu did not show significant differences in age parameters (Table 1). Back-calculated hatching dates ranged from 31 January to 7 February 2002 for individuals collected at Saint Paul and from 1 to 5 February 2002 for individuals collected at Saint Leu, with a median hatching date of 3 February 2002 for both sites.

Table 1: Total age, larval life duration, and growth rate of settlers collected at Saint Paul and Saint Leu. Indicated are the means (mean (SD) at the two sampling sites.

Parameter	Saint-Paul	Saint-Leu	<i>df</i> ^a	<i>MS</i> ^b	<i>F</i> ^c	<i>p</i> ^d
Total age (d)	39.5 (2.1)	40.0 (1.1)	1	2.56	0.93	0.15
Larval life duration (d)	29.5 (1.2)	29.6 (4.8)	1	0.15	0.01	0.91

^a Degrees of freedom.

^b Mean square.

^c Anova *F*-statistic.

^d Probability.

3.2 Hydrodynamic connectivity model

The larval dispersal simulation (Fig. 3) was started on 31 January, 2002, the earliest hatching date determined from the otolith analysis. The simulation predicted that larvae released at La Réunion moved rapidly southwest and were carried away from the island. Larvae released from Mauritius were also transported southwest and reached the northeast coast of La Réunion on 4 February. This pool of Mauritius larvae then split into a “north pool” and a “south pool” and moved around the coast of La Réunion, reaching the fish collection study sites on the west coast on 15 February. The simulation predicted that none of the larvae released from the other reefs in the region reached La Réunion within the study period. It predicted that larvae released from the northeast Madagascar reefs and Tromelin remained in the vicinity of their source reefs. It predicted that larvae released from Saint Brandon Rocks travelled west, reaching Tromelin on 23 February, and that larvae released from Rodrigues also moved west, reaching Mauritius on 19 February.

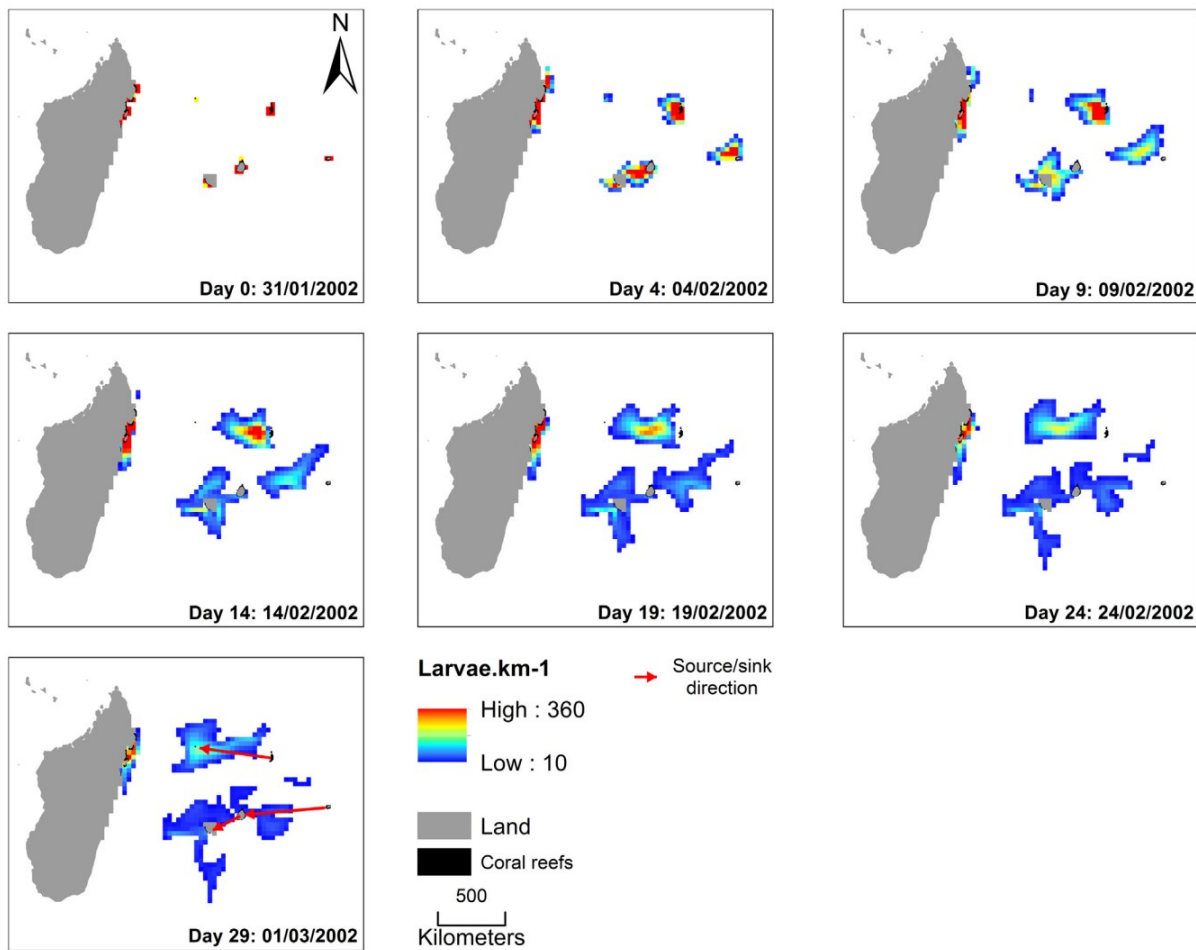


Figure 3: *Epinephelus merra* larval transport between Mauritius and La Réunion from 31 January to 19 February 2002. The simulation color scale (“blue-to-red”) is set from 10 to 360 larvae per km². (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article).

4. Discussion

The hydrodynamic connectivity model tested here suggested that the honeycomb grouper populations of La Réunion and Mauritius are connected. Below, we evaluate this possibility in more detail, discuss some limitations of the model we used, and offer suggestions for improving it. Finally, we discuss the implications of these results for marine spatial planning.

4.1 The origin of fish settling at La Réunion

Our results showed that there were no significant differences in age or larval duration between each pool of post larval settlers or between the two settlement sites in La Réunion (Table 1), and that both sites had the same median hatching date. Furthermore, there were no significant differences in the size class frequency distribution of total length, standard length and head length of collected fish (Fig. 2a-c). These results support the hypothesis that larvae collected in both sites belonged to the same cohort and were transported in same environmental conditions during their pelagic phase (Pothin et al., 2006). Where, then, did these larvae originate?

The hydrodynamic connectivity model predicted that larvae released at La Réunion were carried away to the southwest, while larvae released at Mauritius were carried to La Réunion, arriving on the east coast after 4 days and at the west coast study sites after 15 days, which is within the PLD of 29 days that we deduced from the otolimetric analysis. Finally, the model predicted that none of the larvae released from other islands reached La Réunion within this period. From these results, we conclude that the probable origin of the La Réunion settlers was Mauritius. But two important questions remain.

First, how can the 14-day discrepancy between the PLD and the predicted arrival date at the study sites be explained? One possibility is that the larvae experienced fine-scale near-shore hydrodynamic effects, not accounted for by the hydrodynamic simulation, that slowed their arrival to the study sites, or facilitated their retention at the sites until conditions were optimal for settlement. According to the simulation (Fig. 3), the pool of larvae coming from Mauritius arrived on the east coast of La Réunion on 4 February. On the east coast, between 8 and 20 m, a volcanic substratum is partially colonized by coral colonies (Pinault et al., 2013), within which the fish recruits could find refuge (Lecchini and Galzin, 2003). This is confirmed by in situ observations of *E. merra* recruits on the east coast around this date (Quod, pers. comm.). Then, larvae could have been trapped by the “island effect” on the outskirts of the island, swimming and using very precise signals to choose their settlement site (Leis and Carson-Ewart, 2002). When the pool of larvae moved along the western coast of La Réunion, a local north/south current paralleling to the coast (Piton and Taquet, 1992) may have favoured their retention and settlement on the nearby coral reefs. Finally, Tessier (2005) identified St Paul’s Bay (on the northwest coast of the island) as a temporary habitat

for reef fish larvae. Its particular hydrodynamism is able to retain larvae during the trade winds season (Troader 1991).

We hypothesize that larvae could have been waiting for the new moon before colonizing the reef flat. The colonization date after the new moon period in March 2002 (March 14) coincides with the age of settlers determined through otolith analysis (39-40 days, Table 1). Some authors have suggested that the reef colonization by post larvae during the new moon period could minimize their predation because of light diminution (Dufour, 1992; Durville, 2002).

A second important question is: can we rule out self-recruitment at La Réunion? Although the hydrodynamic model predicted that larvae released at La Réunion would be carried away from the island, the otolimetric analysis does not rule out self-recruitment; it only suggests the connection from Mauritius is possible. Some of the same fine-scale effects mentioned above for larvae released at Mauritius might also apply to the larvae released at La Réunion, facilitating self-recruitment. Finally, there are the effects of hurricanes, which are not accounted for by the hydrodynamic simulation. Between January and March 2002, three hurricanes occurred near the Mascarene archipelago (Fig. 4): Dina from 17 to 24 January, Guillaume from 15 to 22 February, and Harry from 6 to 13 March 2002. Given the spawning date indicated by the otolimetric analysis (31 January), hurricane Dina should not have impacted larval transport. Hurricane Guillaume's impact is harder to evaluate. The hydrodynamic simulation predicted that the pool of La Réunion larvae moved away from the island's west coast while Guillaume bore down on Mauritius's east coast. A large distance separated Guillaume from the predicted location of the La Réunion larvae, but Guillaume still might have had an influence. Hurricane Harry was intense, generated stormy conditions on large spatial scales (tens to hundreds of kilometres), and passed to the west of La Réunion. It might have caused a return of larvae spawned along La Réunion's west coast.

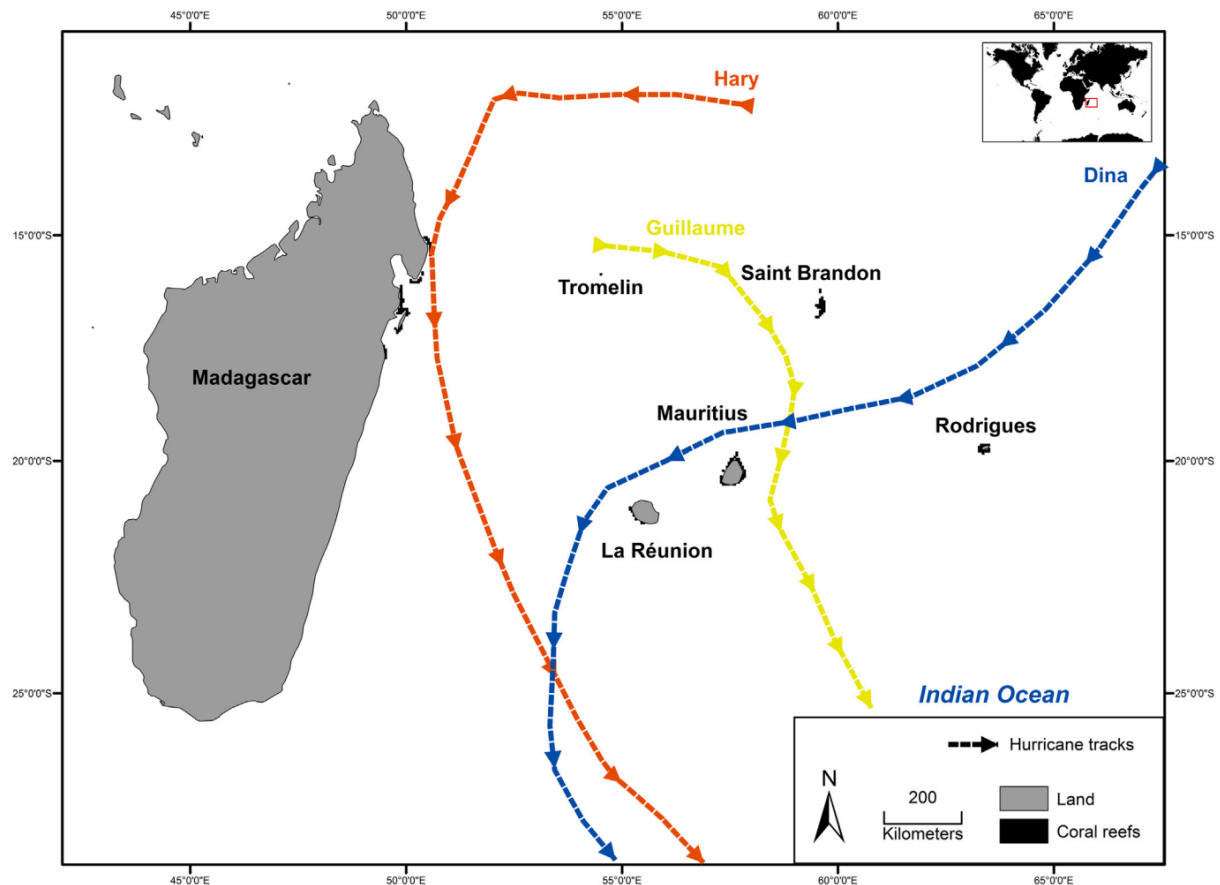


Figure 4: Hurricane tracks in 2002 around La Réunion (Dina from 17 to 24 January, Guillaume from 15 to 22 February and Harry from 6 to 13 March).

Other mass settlement have been observed under the same environmental conditions (a new moon period associated with stormy conditions) for coral groupers (*E. merra*) in La Réunion in 1994 (Letourneur et al., 1998) and for several other coral reef fishes at other locations: siganids at Guam (Kami and Ikera, 1976), *Ctenochaetus strigosus* (Acanthuridae) at Minicoy atoll (Pillai et al., 1983), *Balistes vetula* (Balistidae) at Panama (Robertson, 1988), and *Epinephelus striatus* at the Bahamas (Shenker et al., 1993; Thorrold et al., 1994). Thus, a combination of stormy conditions, bringing surface waters near shore, and a suitable lunar phase may greatly enhance settlement of coral reef fishes. In conclusion, although the hydrodynamic simulation and other evidence strongly suggest that the bulk of the La Réunion settlers originated at Mauritius, we cannot rule out the return of some of the larvae spawned at La Réunion to their natal reefs. However, we hasten to add that in our view, the possibility of self-recruitment at La Réunion does not substantially diminish the importance

of considering the larval contribution of Mauritius in management plans intended to sustain stocks of adult fish at La Réunion.

4.2 Dispersal model improvements

The hydrodynamic model discussed above demonstrated the possible connectivity between Mauritius and La Réunion. Nonetheless, the model, as implemented at the time this study was performed, could be improved by accounting for additional oceanographic and biological factors. Here, we discuss some of those improvements.

The model used in this study was based on AVISO geostrophic currents data derived from satellite altimetry observations. Such data are available globally and for a relatively long period of time (late 1992 to the present day). However these products only have weekly, $1/3^\circ$ resolution. It would thus be interesting to integrate higher resolution current data in the model, as was done by Mora et al. (2012) which used HYCOM currents (Chassignet et al., 2009) at daily, $1/12^\circ$ resolution, to see if a better correspondence between the PLD and larvae arrival date could be obtained.

Secondly, this two-dimensional model does not account for the vertical stratification of current in the water column which can affect the way larvae are transported. Larvae are considered passive particles by this model and others (Black et al., 1990, 1991). However reef fish larvae have swimming abilities (Leis et al., 1996; Stobutzki and Bellwood, 1997; Leis and McCormick, 2002; Fisher et al., 2005) and can position themselves in the water column. They also have a complex sensory system (Kingsford and Choat, 1989) which allows them to orient themselves in the vicinity of reefs (Sweatman, 1988; Doherty and McIlwain, 1996; Leis et al., 1996; Tolimieri et al., 2000; Kingsford et al., 2002; Leis and Carson-Ewart, 2002). These phenomena affect how larvae are advected by currents (Irisson et al., 2010; Cherubin et al., 2011). We suggest that future larval dispersion models take into consideration the biological parameters related to the larval abilities listed above and their ontogeny (Leis, 2010).

Finally, this study considered a single dispersal event. While this study demonstrated the possibility of a dispersal connection from Mauritius to La Réunion, the patterns and variability in demographically-relevant larval connectivity across the region can only be fully characterized by studying multiple dispersal events. Mora et al. (2012) addressed this problem by performing 24 simulations spanning six years (the full temporal extent of their

ocean currents data) and combining the results. While it may not be feasible to conduct an otolimetric analysis spanning so many events and the collection of larvae would require substantial fieldwork, otolimetric analysis is only necessary if additional confidence in the hydrodynamic model is needed. If the hydrodynamic model is considered acceptable (e.g. model users are satisfied that the present study and others have demonstrated the model's ability to sufficiently approximate reality), then only the hydrodynamic simulations need be performed and analyzed.

4.3 Implications for marine spatial planning

This demonstration of the connectivity between coastal fish populations located in two remote islands (La Réunion and Mauritius) has strong and immediate implications for conservation and fishery management in the western Indian Ocean. First, it showed that coastal fish population connectivity operates at a broader scale than the individual islands and local MPAs, and that those populations may not be replenished exclusively by self-recruitment. Second, population and ecosystem management in La Réunion and Mauritius are intrinsically linked: for instance, pressures on marine ecosystems, i.e. overfishing and pollution, in Mauritius (a larval source) could affect fish populations in La Réunion (a larval sink). Finally, the degree of this interaction remains inadequately characterized and should be further investigated for different species, with different PLDs, using improved numerical dispersal models and long term time series of ocean currents, and compared to other evidence including population genetics and otolith analyses.

Using the principles of adaptive management (Grafton et al., 2006), management measures should be undertaken rapidly in the western Indian Ocean to account for inter-island marine connectivity patterns as soon as they are understood. Although our study considered only a single dispersal event, it provided evidence of the existence of inter-jurisdictional connections between reefs in the region, including from Mauritius to La Réunion, from Saint Brandon Rocks to Tromelin, and from Rodrigues to Mauritius. Managers should immediately adapt management plans to account for these connections. When a more comprehensive understanding of regional connectivity patterns becomes available, managers should adjust their plans accordingly. For example, once managers have determined which sites are usually sources and which are usually sinks - i.e., which provide larvae to others, and which rely on

larvae provided by others - they can prioritize sites for protection or other management measures.

Marine reserves, or no-take zones, and other kinds of MPAs have been promoted as a means of managing marine populations and are already utilized in some of the jurisdictions in the region. Managers should consider reinforcing protection in existing MPAs (to maintain locally viable fish populations and larvae pools at source sites) and implementing of new MPAs or expanding current MPAs (to increase the number of protected populations and mitigate the consequences of catastrophic events at source sites). Given that *E. merra* is a fisheries species, there are also traditional fisheries management solutions that can be put into place, including limiting fish catch or fishing effort within source sites, through permanent or temporary exclusion areas.

In both cases (i.e. MPAs and fisheries management measures), taking into account marine connectivity between distant sites requires managers to plan at a broader scale and work cross-jurisdictionally. Connectivity promotes recovery from local extinctions and increases ecosystem resilience (Almany et al., 2007), particularly in a context of climate change and increasing pressures on marine ecosystems (Game et al., 2008). Therefore, managers should seek not only to sustain populations at the local sites within their own jurisdiction but also to sustain the function of the connectivity network as a whole. Ideally MPA networks and fisheries management measures should be designed to reflect the ecological connectivity of marine ecosystems at multiple scales (Planes et al., 2009) and the siting of conservation and fisheries management measures should consider connectivity patterns for multiple species (Shulman, 1998).

Unfortunately, the spatial scales over which marine populations are connected by larval dispersal remains poorly understood in terms of empirical evidence (Planes et al., 2009), but recent studies have attempted to address the scale problem both regionally (e.g. Treml et al., 2012) and globally (e.g. Mora et al., 2012) using hydrodynamic dispersal models. However, when using dispersal models to support management strategies, scientists and managers should keep in mind that the validation of dispersal models is crucial and that their outputs should be used cautiously until suitable validation has been performed, ideally through a comparative multidisciplinary approach that considers alternative

methods for characterizing connectivity (e.g. population genetics analysis or large scale larval tagging).

5. Conclusions

Understanding larval dispersal patterns is important for fisheries and conservation management, especially for highly fished species such as western Indian Ocean stocks of *E. merra*. Here, we presented evidence of larval dispersal connections between distant islands in the western Indian Ocean for an important fishery species. Our methodology compared the dispersal pattern predicted by a numerical hydrodynamic model driven by remotely sensed currents to the ages of settling fish collected in situ and found that the fish were old enough to permit a distant dispersal connection predicted by the model. Although our analysis considered only one dispersal event for one species, the evidence for a distant connection was clear. Managers in the region should immediately begin the process of developing cross-jurisdictional management plans that consider connectivity between the islands, using an adaptive process that can incorporate new results as they become available. As soon as possible, the study should be reproduced for several species, with different PLDs, using current longer term time series of ocean currents data, and tested against empirical evidence.

Literature cited

Allison, G. W., Gaines, S. D., Lubchenco, J., Possingham, H. P., 2003. Ensuring persistence of marine reserves: Catastrophes require adopting an insurance factor. *Ecol. Appl.* 13, S8 - S24.

Almany, G. R., Berumen, M. L., Thorrold, S. R., Planes, S., Jones, G. P., 4 2007. Local replenishment of coral reef fish populations in a marine reserve. *Science* 316(5825), 742.

Andrello, M., Mouillot, D., Beuvier, J., Albouy, C., Thuiller, W., Manel, S., 2013. Low Connectivity between Mediterranean marine protected areas: a biophysical modeling approach for the Dusky grouper *Epinephelus marginatus*. *PLoS ONE* 8.

Bay, L., 2000. The genetic structure of three widely separated populations of *Chlorurus sordidus*. In: 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. Résumé.

Black, K. P., Gay, S. L., Andrews, J. C., 1990. A method to determine residence times of neutrally buoyant matter such as larvae, sewage or nutrients on coral reefs. *Coral Reefs* 9 (3), 105 - 114.

Black, K. P., Moran, P. J., Hammond, L. S., 1991. Numerical models show coral reefs can be self-seeding. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74 (1), 1 - 11.

Blamart, D., Escoubeyrou, K., Juillet-Leclerc, A., Ouahdi, R., Lecomte-Finiger, R., 2002. Stable isotope compositions (O-C) of reef fish otoliths from the Taiaro lagoon (Tuamotu, French Polynesia): isotopic and biologic implications. *C. R. Biol.* 325, 99 - 106.

Bode, M., Armsworth, P., Fox, H., Bode, L., 2012. Surrogates for reef fish connectivity when designing marine protected area networks. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 466, 155 - 166.

Botsford, L. W., Micheli, F., Hastings, A., 2003. Principles for the design of marine reserves. *Ecol. Appl.* 13, S25 - S31.

Burke, L., 2011. *Reefs at Risk Revisited*. World Resources Institute, Washington, DC.

Callwood, Karlisa A., 2010. Use of Larval Connectivity Modeling to Determine Settlement Habitats of *Panulirus Argus* in the Bahamas as a Precursor to Marine Protected Area Network Planning. Open Access Theses. Paper 59.

Campana, S. E., Thorrold, S. R., Jones, C. M., Giinther, D., 'hbren, M., Longerich, H., et al., 1997. Comparison of accuracy, precision, and sensitivity in elemental assays of fish otoliths using the electron microprobe, proton-induced X-ray emission, and laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 2068 - 2079.

Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P., Menge, B. A., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, 477 - 500.

Chassignet, E. P., Hurlburt, E., Metzger, E. J., Smedstad, O. M., Cummings, J., Halliwell, G. R., et al., 2009. Us GODAE: global ocean prediction with the HYbrid-coordinate ocean model (HYCOM). *Oceanography* 22 (2), 64 - 75.

Cherubin, L. M., Nemeth, R. S., Idrisi, N., 2011. Flow and transport characteristics at an *Epinephelus guttatus* (red hind grouper) spawning aggregation site in St. Thomas (US Virgin Islands). *Ecol. Model* 222 (17), 3132 - 3148.

Clarke, T. A., 1995. Larvae of near-shore fishes in oceanic waters of the central-equatorial Pacific. *Pac. Sci.* 49, 134 - 142.

Claudet, J., Osenberg, C. W., Benedetti-Cecchi, L., Domenici, P., García-Charton, J. A., - Pérez-Ruzafa, Á., et al., 2008. Marine reserves: size and age do matter. *Ecol. Lett.* -11, 481 - 489.

Cowen, R. K., Lwiza, K. M., Sponaugle, S., Limouzy-Paris, C. B., Olson, D. B., 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287, 857 - 859.

Doherty, P. J., McIlwain, J., 1996. Monitoring larval fluxes through the surf zones of Australian coral reefs. *Mar. Freshw. Res.* 47, 383 - 390.

Dufour, V., 1992. Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons. Thèse es sciences, océanologie biologique. Univ. Pierre et Marie Curie, France.

Durville, P., 2002. Colonisation ichtyologique des platiers de La Réunion et biologie des post-larves de poissons coralliens. Thèse. Univ. de La Réunion, Univ. De Perpignan, France.

Fisher, R., Leis, J. M., Clark, D. L., Wilson, S. K., 2005. Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations. *Mar. Biol.* 147, 1201 - 1212.

Fowler, A. J., Campana, S. E., Jones, C. M., Thorrold, S. R., 1995. Experimental assessment of the effect of temperature and salinity on elemental composition of otoliths using laser ablation ICPMS. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1431 - 1441.

Fowler, A. J., Black, K. P., Jenkins, G. P., 2000. Determination of spawning areas and larval advection pathways for King George whiting in southeastern Australia using otolith microstructure and hydrodynamic modeling. II. South Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199, 243 - 254.

Gaines, S. D., White, C., Carr, M. H., Palumbi, S. R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 107 (43), 18286 - 18293.

Game, E. T., Watts, M. E., Wooldridge, S., Possingham, H. P., 2008. Planning for persistence in marine reserves: a question of catastrophic importance. *Ecol. Appl.* 18, 670 - 680.

Ginis, I., 2002. Tropical Cyclone-ocean interactions. In: *Atmosphere-ocean Interactions. Adv. Fluid Mech. Ser.* vol. 33. WIT Press, pp. 83 - 114.

Grafton, R., Arnason, Q. R., Bjørndal, T., Campbell, D., Campbell, H. F., Clark, C. W., et al., 2006. Perspective: incentive-based approaches to sustainable fisheries. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 63, 699 - 710.

Harmelin-Vivien, M. L., Bouchon, C., 1976. Feeding behaviour of some carnivorous fishes (Serranidae and Scorpaenidae) from Tuléar (Madagascar). *Mar. Biol.* 37, 329 - 340.

Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., et al., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301 (5635), 929 - 933.

Irisson, J. O., LeVan, A., DeLara, M., Planes, S., 2004. Strategies and trajectories of coral reef fish larvae optimizing self-recruitment. *J. Theor. Biol.* 227 (2), 205 -218.

Irisson, J. O., Paris, C. B., Guigand, C. M., Planes, S., 2010. Vertical distribution and ontogenetic 'migration' in coral reef fish larvae. *Limnol. Oceanogr.* 55 (2), 909 - 919.

Jackson, J. B. C., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W., Bourque, B. J., et al., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293 (5530), 629 - 637.

Jones, G. P., Millcich, M. J., Erosile, M. J., Lunow, C., 1999. Self-recruitment in a coralfish population. *Nature* 402, 802 - 804.

Jones, G. P., Planes, S., Thorrold, S. R., 2005. Coral reef fish larvae settle close to home. *Curr. Biol.* 15, 1314 - 1318.

Kami, H. T., Ikera, I. I., 1976. Notes on the annual juvenile siganid harvest in Guam. *Micronesia* 12, 323 - 325.

Kingsford, M. J., Choat, J. H., 1989. Horizontal distribution patterns of presettlement reef fish: are they influenced by the proximity of reefs. *Mar. Biol.* 101, 285 - 297.

Kingsford, M. J., 2000. Oceanographic signals and the responses of presettlement reef fishes. In: 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. Résumé.

Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., Pineda, J., 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *B. Mar. Sci.* 70, 309 - 340.

Lecchini, D., Galzin, R., 2003. Synthèse sur l'influence des processus pélagiques et benthiques, biotiques et abiotiques, stochastiques et déterministes, sur la dynamique de l'autorecrutement des poissons coralliens. *Cybium* 27, 167 - 184.

Leis, J. M., 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Oceanogr. Trop.* 19, 181 - 192.

Leis, J. M., 2002. Pacific coral reef fishes: the implications of behaviour and ecology of larvae from biodiversity and conservation, and a reassessment of the open population paradigm. *Environ. Biol. Fish* 65, 199 - 208.

Leis, J. M., 2010. Ontogeny of behaviour in larvae of marine demersal fishes. *Ichthyol. Res.* 57, 325 - 342.

Leis, J. M., Sweatman, H. P. A., Reader, S. E., 1996. What the pelagic stages of coral reef fishes are doing out in blue water: daytime field observations of larval behavioural capabilities. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 47, 401 - 411.

Leis, J. M., Carson-Ewart, B. M., 2002. In situ settlement behaviour of damselfish (Pomacentridae) larvae. *J. Fish Biol.* 61, 325 - 346.

Leis, J. M., McCormick, M. I., 2002. Behaviour, dispersal, growth and metamorphosis of the pelagic larvae of coral reef fishes. In: Sale, P. F. (Ed.), *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, San Diego, pp. 171 - 200.

Letourneur, Y., Chabanet, P., Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M. L., 1998. Mass settlement and post settlement mortality of *Epinephelus merra* (Pisces: Serranidae) on Reunion coral reefs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 196, 1 - 30.

Lockwood, D. R., Hastings, A., Botsford, L. W., 2002. The effects of dispersal patterns on marine reserves: does the tail wag the dog? *Theor. Popul. Biol.* 61, 297 - 309.

Masterson, C., Danilowicz, B., Sale, P., 1997. Yearly and inter-island variation in the recruitment dynamics of the bluehead wrasse (*Thalassoma bifasciatum*, Bloch). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 214, 149 - 166.

McCormick, M. I., Makey, L., Dufour, V., 2002. Comparative study of metamorphosis in tropical reef fishes. *Mar. Biol.* 141, 841 - 853.

Mora, C., Sale, P. F., 2002. Are populations of coral reef fish open or closed? *Trends Ecol. Evol.* 17 (9), 422 - 428.

Mora, C., Tremblay, E. A., Roberts, J., Crosby, K., Roy, D., Tittensor, D. P., 2012. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography* 35, 89 - 96.

Ochavillo, D. G., Bakus, G. J., Alino, P. M., 2000. Larval behavior as a mechanism for population self-recruitment in a tropical coral reef fish. In: 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. Résumé.

Panfili, J., de Pontual, H., Troadec, H., Wright, P. J., 2002. Manual of Fish Sclerochronology. IFREMER-IRD coedition, Brest, France.

Peterson, B. J., Howarth, R. W., Garritt, R. H., 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227, 1361 - 1363.

Pillai, C. S. G., Mohan, M., Kunkikoya, K., 1983. On an unusual massive recruitment of the reef fish *Ctenochaetus strigosus* (Bennet) (Perciformes: Acanthuridae) to the Minicoy Atoll and its significance. *Indian J. Fish* 30, 261 - 268.

Pinault, M., Loiseau, N., Chabanet, P., Durville, P., Magalon, H., Quod, J. P., Galzin, R., 2013. Marine fish communities in shallow volcanic habitats: fish communities in shallow volcanic habitats. *J. Fish. Biol.* 82, 1821 - 1847.

Piton, B., Taquet, M., 1992. Océanographie physique des parages de l'île de la Réunion (Océan Indien). Document Scientifique ORSTOM.

Planes, S., 2002. Biogeography and larval dispersal inferred from population genetic analysis. In: Sale, P. F. (Ed.), *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, pp. 201 - 220.

Planes, S., Jones, G. P., Thorrold, S. R., 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *P. Natl. Acad. Sci. USA* 106 (14), 5693 - 5697.

Pothin, K., Tessier, E., Chabanet, P., Lecomte-Finiger, R., 2006. Traits de vie et croissance larvaire de *Gnathodentex aurolineatus* (Lethrinidae) avant et après installation dans une baie de l'île de La Réunion (SO océan Indien). *Cybum* 30(1), 27 - 33.

Randall, J. E., Heemstra, P. C., 1993. *FAO Species Catalogue, Groupers of the World (Family: Serranidae, Sub-family: Epinephelinae) and Annotated and Illustrated Catalogue of the Rock Cod, Hind Coral Grouper and Lyretail Species Known to Date*. FAO Fish, p. 16.

Roberts, C. M., 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. *Science* 278, 1454 - 1457.

Roberts, C. M., McClean, C. J., Veron, J. E. N., Hawkins, J. P., Allen, G. R., McAllister, D. E., et al., 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295 (5558), 1280 - 1284.

Roberts, J. J., Best, B. D., Dunn, D. C., Treml, E. A., Halpin, P. N., 2010. Marine Geospatial Ecology Tools: an integrated framework for ecological geoprocessing with ArcGIS, Python, R, MATLAB, and Cpp. Environ. Modell. Softw. 25, 1197 - 1207.

Robertson, D. R., 1988. Extreme variation in settlement of the Caribbean triggerfish *Balistes vetula* in Panama. Copeia 3, 698 - 703.

Sale, P. F., Cowen, R. K., 1998. Fishery and reef management. Science 279, 2022.

Schultz, E. T., Cowen, R. K., 1994. Recruitment of coral-reef fishes to Bermuda: local retention or long distance dispersal. Mar. Ecol. Progr. Ser. 109, 15 - 28.

Schwarcz, H. P., Gao, Y., Campana, S., Browne, D., Knyf, M., Brand, U., 1998. Stable carbon isotope variations in otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can J. Fish Aquat. Sci. 55, 1798 - 1806.

Shenker, J. M., Maddox, E. D., Wishinki, E. D., Pearl, A., Thorrold, S. R., Smith, N., 1993. Onshore transport of settlement-stage Nassau grouper *Epinephelus striatus* and other fishes in Exuma Sound, Bahamas. Mar. Ecol. Progr. Ser. 98, 31 - 43.

Shima, J. S., 2001. Recruitment of a coral reef fish: roles of settlement, habitat, and Postsettlement Losses. Ecology 82 (8), 2190 - 2199.

Shulman, M. J., 1998. What can population genetics tell us about dispersal and biogeographic history of coral-reef fishes. Aust. J. Ecol. 23, 216 - 225.

Smith, M. M., Heemstra, P. C., 1986. Smith Sea's Fishes. Springer Verlag, Berlin.

Smith, M. K., 1992. Regional differences in otolith morphology of the deep slope redsnapper *Etelis carbunculus*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49, 795 - 804.

Sokal, R., Rohlf, F., 1995. Biometry. WH Freeman and Company, New York, USA.

Stobutzki, I. C., Bellwood, D. R., 1997. Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149, 35 - 41.

Swearer, S. E., Caselle, J. E., Lea, D. W., Warner, R. R., 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature* 402, 799 - 802.

Sweatman, H. P. A., 1988. Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 124 (3), 163 - 174.

Taquet, M., Diringer, A., 1992. In: Azalées (Ed.), Mérous de l'Océan Indien. Saint-Denis, La Réunion, France.

Tessier, E., 2005. Dynamique des peuplements ichtyologiques associés aux récifs artificiels à l'île de la Réunion (ouest de l'océan Indien) - Implication dans la gestion des pêcheries côtières. Thèse. Univ. de la Réunion, laboratoire ECOMAR, France.

Thorrold, S. R., Shenker, J. M., Maddox, E. D., Mojica, R., Wishinki, E., 1994. Larval supply of shorefishes to nursery habitats around Lee Stocking Island, Bahamas. II. Lunar and oceanographic influences. *Mar. Biol.* 118, 567 - 578.

Torres, G. J., Lombarte, A., Morales-Nin, B., 2000. Sagittal otolith size and shape variability to identify geographical intraspecific differences in three species of genus *Merluccius*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 80 (333), 342.

Treml, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., Pratson, L. F., 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecol.* 23 (Supp. 1), 19 - 36.

Treml, E. A., Roberts, J. J., Chao, Y., Halpin, P. N., Possingham, H. P., Riginos, C., 2012. Larval output and the pelagic larval duration determine seascape-wide marine population connectivity. *Integr. Comp. Biol.* 52, 525 - 537.

Troadec, R., 1991. Courantologie et sédimentologie des Baies de Saint-Paul et de La Possession à l'île de La Réunion. Thèse. Univ. Aix-Marseille II, France.

Tolimieri, N., Jeffs, A., Montgomery, J. C., 2000. Ambient sound as a cue for navigation by the pelagic larvae of reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 207, 219 - 224.

Tomczak, M., Godfrey, J. S., 2003. *Regional Oceanography: an Introduction*, seconded. Daya, Delhi.

Underwood, A. J., 1997. *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. University Press, UK Cambridge.

Victor, B. C., 1987. Growth, dispersal, and identification of planktonic labrid and pomacentrid reef fish larvae in the eastern Pacific Ocean. *Mar. Biol.* 95, 145 - 152.

Wessel, P., Smith, W. H. F., 1996. A global self-consistent, Hierarchical, high-resolution shoreline database. *J. Geophys. Res.* 101, 8741 - 8743.

Wilson, D. T., McCormick, M. L., 1999. Microstructure of settlement marks in the otoliths of tropical reef fishes. *Mar. Biol.* 134, 29 - 41.

Woodberry, K. E., Luther, M., O'Brien, J. J., 1989. The wind-driven seasonal circulation in the southern tropical Indian Ocean. *J. Geophys. Res.* 94, 17, 985 - 18, 003.

Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*, fourth ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

4.2 La connectivité à l'échelle régionale dans l'Océan Indien

Dans le cadre de cette étude, nous avons cherché à caractériser la connectivité entre les récifs coralliens de la région de l'Océan Indien occidental, à l'aide d'un modèle de dispersion larvaire, appliqué aux populations de poissons récifaux.

Ce travail a donné lieu à une publication intitulée « *A model-based evaluation of Western Indian Ocean connectivity - Implications for future marine spatial planning policies* », soumise au journal ICES Journal of Marine Science, et présentée dans le chapitre 4.2.4.

L'emprise géographique de cette étude est présentée dans la Figure 3.

4.2.1 Méthodes

Nous n'avons pas ciblé d'espèce en particulier, mais avons travaillé de manière générique en simulant des épisodes de dispersion larvaire pour des espèces de poissons récifaux dont la DVL serait de 10, 20, 30, 40, et 50 jours, ce qui représente la gamme la plus fréquente chez les poissons récifaux de l'Océan Indien. Les larves ont été relâchées depuis tous les récifs de l'Océan Indien occidental durant 5 ans (de 2006 à 2010), le jour de la nouvelle lune. Les conditions d'obscurité lors de cette phase lunaire diminuent les risques de prédation et favorisent ainsi le recrutement larvaire.

4.2.1.1 Matrices de migration

Les matrices de connectivité mensuelles obtenues en sortie de modèle ont été moyennées afin d'obtenir une matrice de connectivité moyenne globale sur ces 5 années, pour chaque DVL. Ces dernières ont permis de produire, à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2012) des matrices de migration. Ces matrices de migration représentent soit la proportion de larves venant de chaque récif (matrice d'import de larves), soit la proportion de larves exportées vers chaque récif (matrice d'export de larves).

4.2.1.2 Clustering

Nous avons ensuite cherché à identifier les groupes de récifs fortement connectés à l'échelle sous régionale. Nous avons ainsi appliqué un algorithme de clustering sur les matrices de

connectivité moyenne pour chaque DVL, à l'aide de l'outil *APCluster*, implémenté sous le logiciel R (Bodenhofer et al., 2011).

Les résultats sont présentés sous forme de cartes à l'échelle régionale. Les numéros utilisés pour l'identification des récifs sont présentés dans la Figure 12.

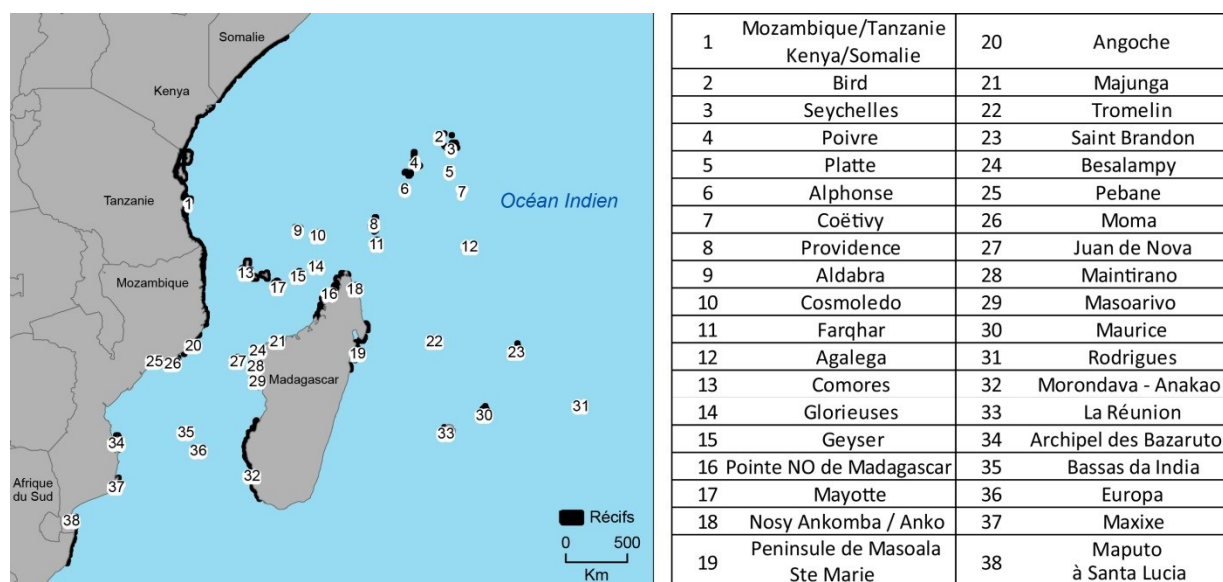


Figure 12 : Identification des récifs coralliens de l'Océan Indien occidental

4.2.1.3 Indice de centralité

Nous avons enfin déterminé l'indice de centralité de chaque récif pour identifier les sites prioritaires de conservation. L'indice de centralité d'intermédiarité a été déterminé à partir des matrices de connectivité à l'aide de l'outil *igraph* implémenté sous le logiciel R (Csardi and Nepusz, 2006). Les résultats sont d'abord présentés pour chaque DVL, puis en termes d'occurrence pour identifier les récifs avec une forte centralité indépendamment de la DVL. Pour se faire, nous avons compté le nombre de fois où la valeur de centralité pour une DVL donnée est plus élevée que la DVL moyenne, ce qui donne le nombre d'occurrence, présenté de 0 (nul) à 5 (maximal).

4.2.2 Résultats principaux

4.2.2.1 Matrices de migration

Pour une DVL de 30 jours (valeur médiane testée), les résultats suggèrent que les récifs de la région sont connectés de manière inégale. Il y a une forte inter-connectivité au sein de plusieurs sous-régions, et une connectivité plus faible lorsqu'on considère la région dans son ensemble. Cette tendance est manifeste que ce soit dans les matrices de migration d'imports ou d'exports de larves. Par exemple, les résultats indiquent des liens solides entre les récifs dans la région du Canal du Mozambique (Figure 13, région H), entre les îles Nord des Seychelles (B), les îles Sud des Seychelles (C), et entre Tromelin et les récifs Est malgache (E). En outre, bien que l'archipel des Mascareignes semble être fortement interconnecté, il est isolé des autres récifs de la région (F).

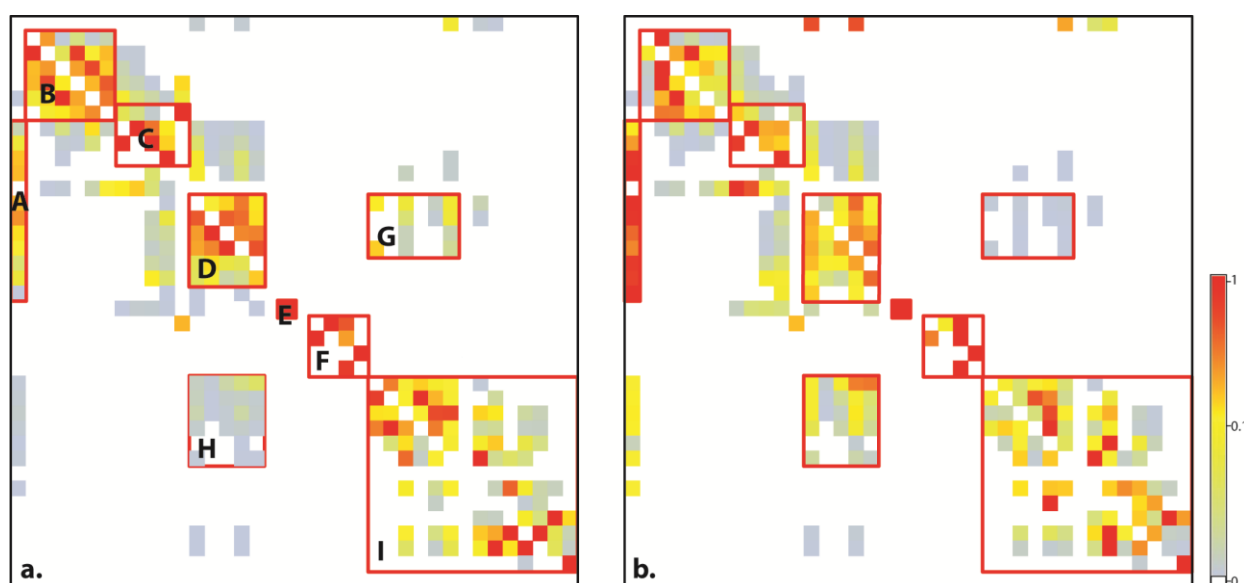


Figure 13 : Matrices de migration entre les récifs représentant les imports de larves (a) et les exports de larves (b) pour une DVL de 30 jours

Lorsque la DVL augmente, le nombre de connexions entre les récifs augmente. Pour de faibles DVL, certains récifs sont complètement déconnectés du réseau, il n'y a ni import ni export de larve. C'est le cas par exemple pour les récifs de Pebane (25), de la péninsule de Masoala / Sainte Marie (19), Tromelin ou encore l'archipel des Mascareignes pour une DVL

de 10 jours. Le récif de Pebane (25), quant à lui, est déconnecté du réseau quelle que soit la DVL.

Pour les besoins d'une étude de dispersion des sargasses (algues brunes ; Mattio et al., 2013), un zoom a été porté sur la région des Mascareignes (Figure 14). Ces résultats sont issus directement des matrices de migration présentées ci-dessus. Cela illustre d'avantage l'évolution des connexions entre les récifs, en fonction des DVL. Les résultats montrent des connexions faibles mais possibles depuis St Brandon, Rodrigues et La Réunion vers l'île Maurice à partir de 20 jours de DVL.

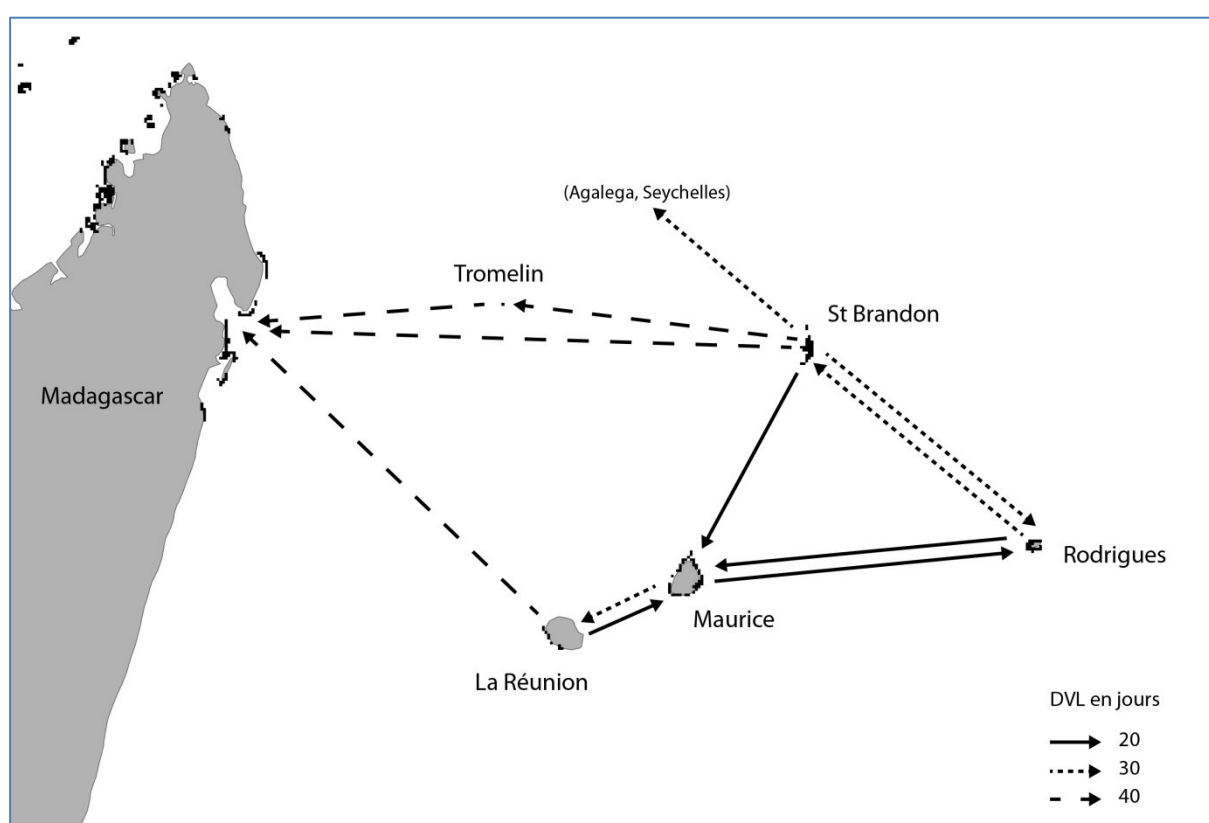


Figure 14 : La connectivité au sein de l'archipel des Mascareignes, en fonction de la DVL

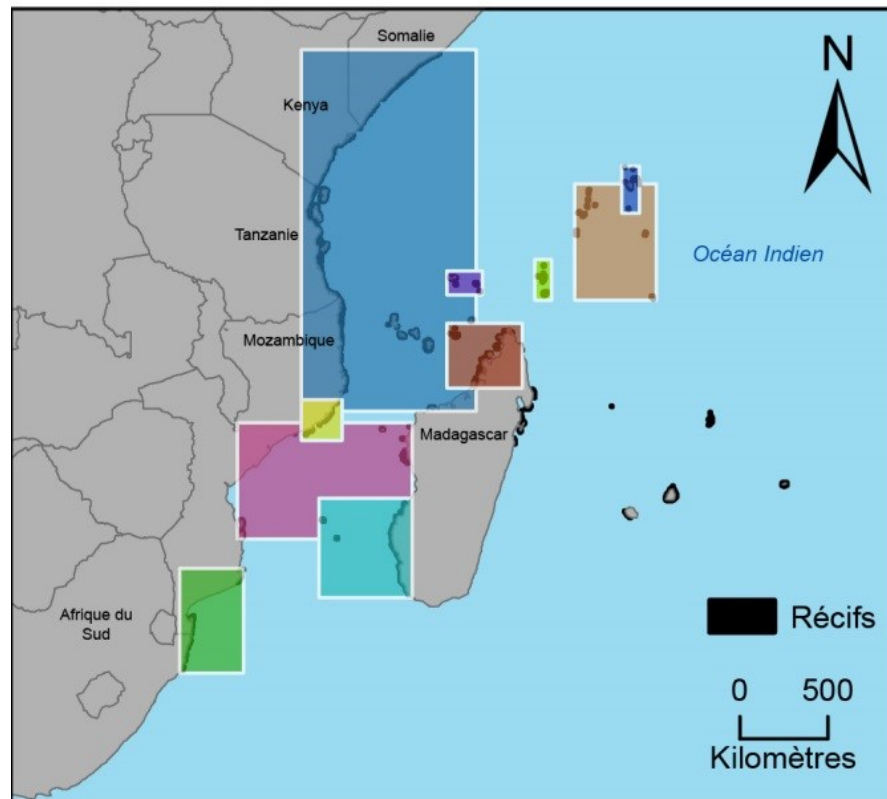
Les îles de l'archipel des Mascareignes semblent connectées de manière bidirectionnelle à partir de 20 jours de DVL, excepté dans le sens Maurice-St Brandon. Les connexions depuis Maurice et La Réunion se limitent au récif Est malgache à partir de 40 jours de DVL. Les récifs de St Brandon quant à eux, semblent relativement bien connectés avec tous les autres récifs : Maurice à partir de 20 jours, Rodrigues et les Seychelles à partir de 30 jours et Tromelin à partir de 40 jours. Néanmoins, l'archipel des Mascareignes ne reçoit aucune larve

en provenance des autres récifs de la région, à savoir Tromelin, Madagascar ou les Seychelles, même à partir de 50 jours de DVL.

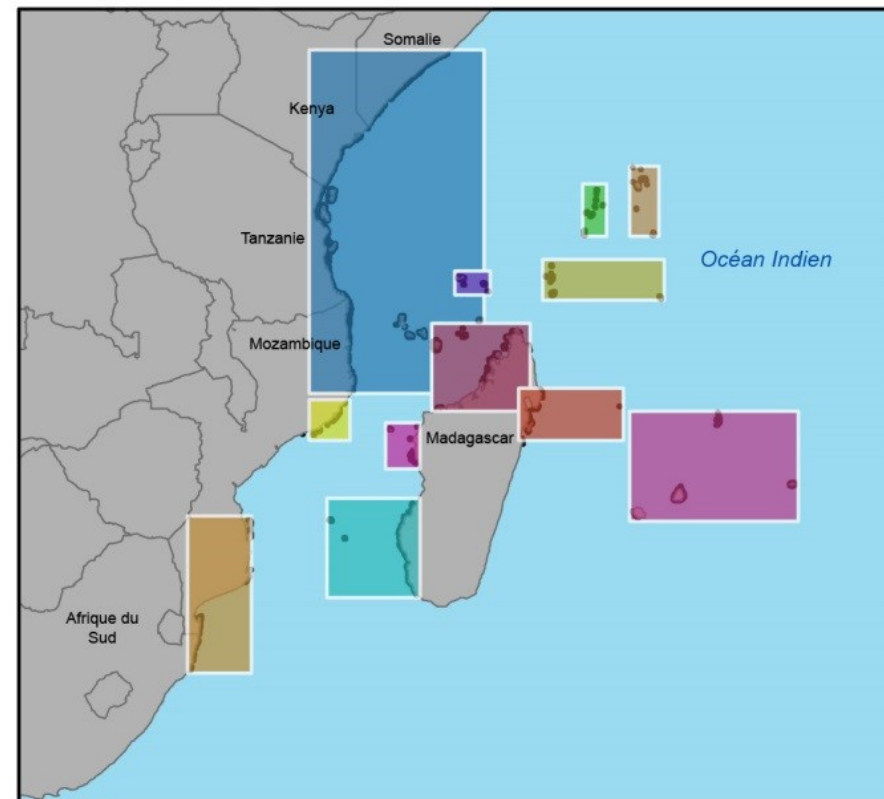
4.2.2.2 Clustering

Le nombre de clusters varie en fonction des DVL (Figure 15). Lorsque la DVL augmente, les clusters grandissent et comptabilisent d'avantage de récifs. Par exemple, le cluster formé par les récifs du Sud-Ouest de Madagascar (32, Morondava / Anakao), Bassas da India (35) et Europa (36) pour les DVL de 10-30 jours, s'étend et intègre les récifs de Juan de Nova (27) et de l'Ouest de Madagascar (29, Masoarivo) pour 40-50 jours de DVL. De même, le cluster formé par les récifs allant de Santa Lucia en Afrique du Sud jusqu'à Maxixe au Sud du Mozambique (37, 38) à 10 jours de DVL s'étend au Nord vers l'archipel des Bazaruto (34) lorsque la DVL augmente. Enfin, ce phénomène est très marqué avec les récifs de la côte Est africaine (1), qui sont regroupés avec les Comores, Mayotte, Geyser, et le complexe récifal de Majunga (13-15, 21) pour une DVL de 10 jours. Lorsque la DVL augmente, ce cluster intègre tous les récifs Nord malgaches et les îles Nord de l'archipel des Seychelles.

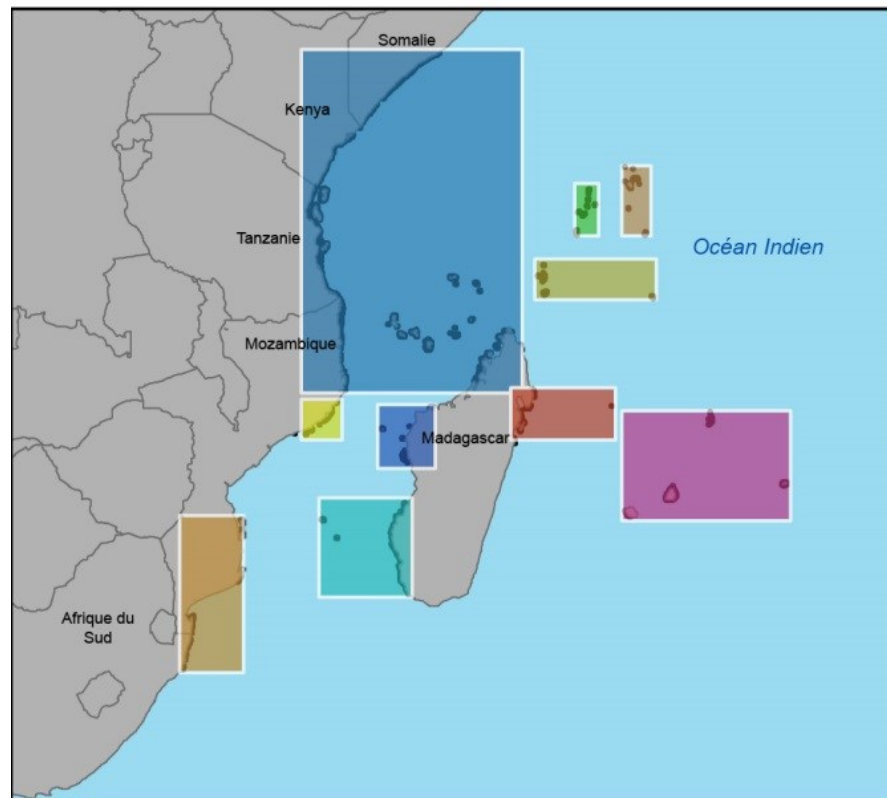
DVL = 10 jours, 10 clusters



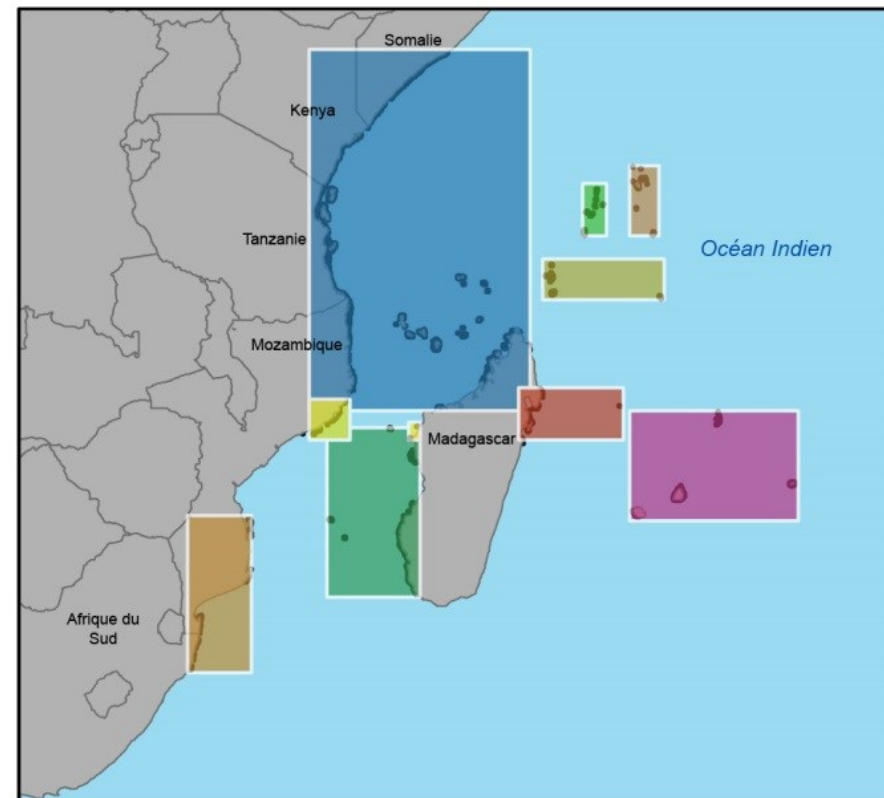
DVL = 20 jours, 12 clusters



DVL = 30 jours, 10 clusters



DVL = 40 jours, 10 clusters



DVL = 50 jours, 9 clusters

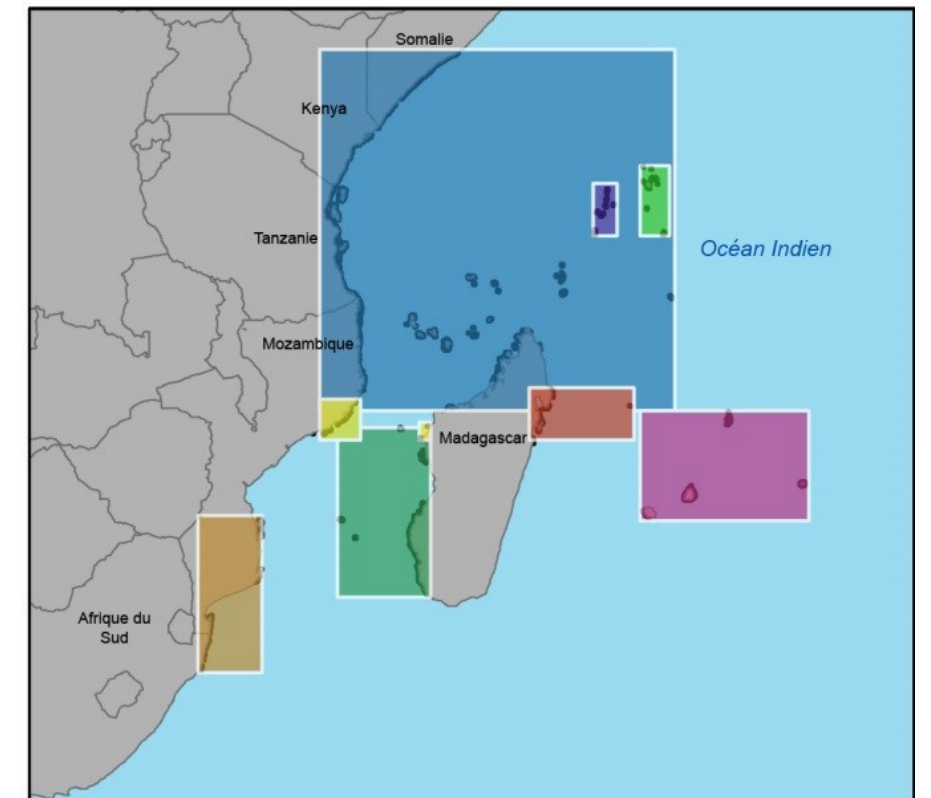


Figure 15 : Clusters de connectivité marine en fonction de la DVL (10 à 50 jours)

En revanche, plusieurs clusters restent inchangés lorsque la DVL augmente. Notamment les récifs de l'archipel des Mascareignes. Il en est de même pour Tromelin et les récifs Est malgache (péninsule de Masoala / Sainte Marie), ou encore les récifs d'Angoche et Moma (20, 26) au Mozambique.

4.2.2.3 Indice de centralité

L'indice de centralité est très variable entre les récifs en fonction de la DVL (

Figure 16). Sa valeur est nulle pour quatre d'entre eux à savoir, les récifs de Nosy Ankomba / Nosy Anko à Madagascar (18), le récif de Pebane (25, Mozambique), les récifs de La Réunion (33) et le complexe récifal allant de Santa Lucia en Afrique du Sud à Maputo au Mozambique (38). Cela signifie qu'ils sont déconnectés du réseau, quelle que soit la DVL testée.

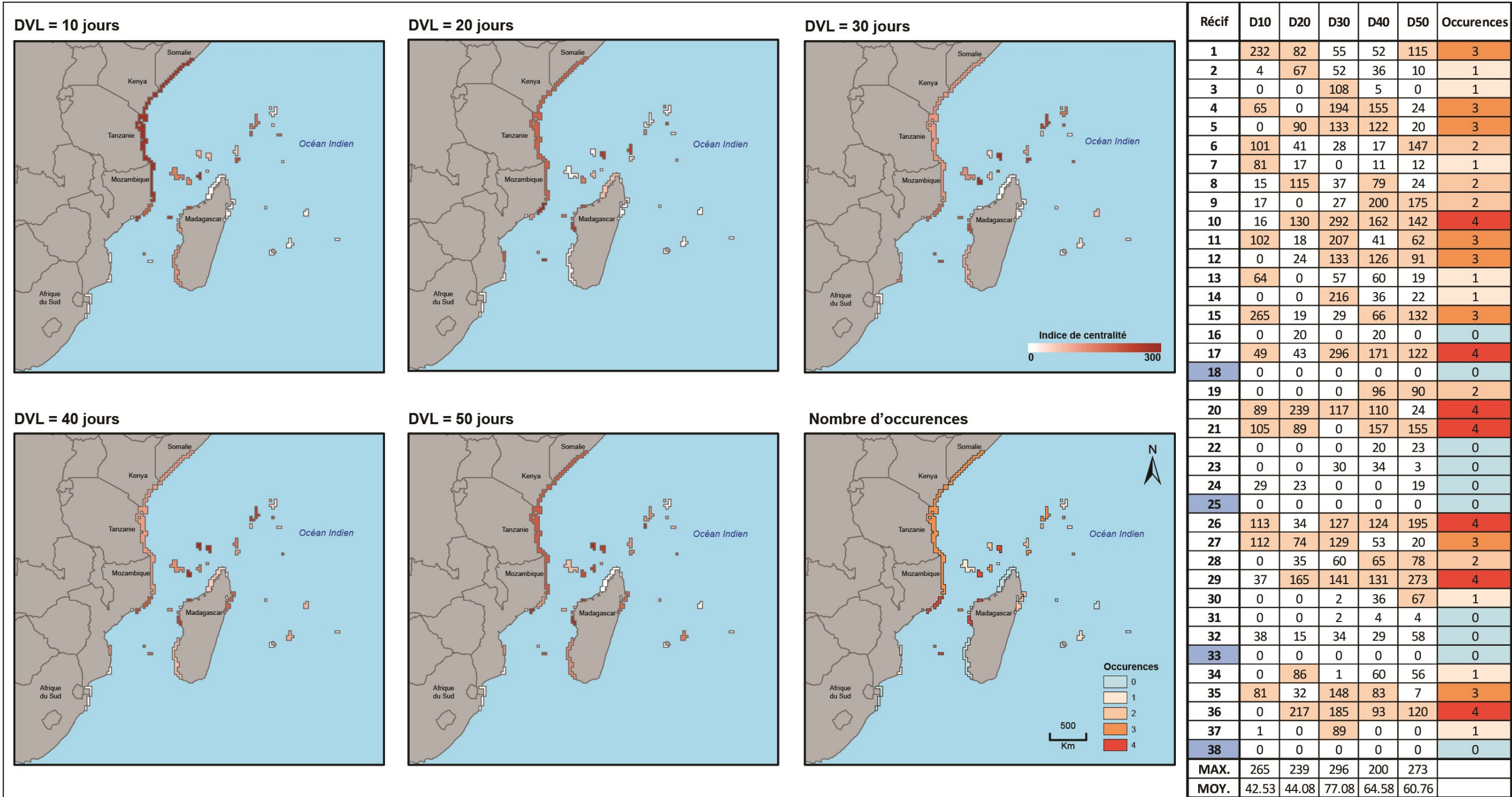


Figure 16 : Indices de centralité dans l’Océan Indien occidental, en fonction des DVL

En termes d'occurrence, 10 récifs (26%) ont une occurrence nulle, ce qui suggère qu'ils ont une importance relativement faible dans la connectivité globale du réseau. Aucun récif n'obtient le taux d'occurrence maximal de 5. Sept récifs ont un nombre d'occurrences de 4 : Cosmoledo (10), Mayotte (17), Angoche (20), Majunga (21), Moma (26), Masoarivo (29) et Europa (36). Ces récifs seraient ainsi les plus importants pour la connectivité multigénérationnelle au sein du réseau de l'Océan Indien occidental.

4.2.3 Discussion

Cette étude a permis d'apporter quelques éléments d'informations concernant l'échelle géographique de la connectivité dans l'Océan Indien occidental et la centralité des récifs au sein du réseau.

Les résultats montrent que le nombre de connexions entre les récifs augmente avec l'augmentation de la DVL des poissons. Par ailleurs, ils mettent en évidence une faible connectivité lorsqu'on considère la région dans son ensemble, mais une forte interconnectivité au sein de plusieurs sous-régions, dans le Canal du Mozambique notamment ou au sein de l'archipel des Mascareignes. Les résultats de cette étude sont en accord avec les études génétiques réalisées dans la région. Muths et al. (2011, 2012, 2014 ; Figure 17a) se sont intéressés aux niveaux de diversité et de différenciation génétiques de trois espèces de poissons récifaux (*E. merra*, *L. kasmira* et *M. berndti*), pour estimer la connectivité des poissons coralliens dans le Sud-Ouest de l'Océan Indien. Le lutjan à rayures bleues *L. kasmira* est l'espèce présentant le moins de structure à l'échelle de la région. Tous les sites peuvent ainsi être considérés comme fortement connectés pour cette espèce. Cependant, certaines zones présentent des différences ponctuelles significatives telles Maurice ou les Comores, pouvant être expliquées par des caractéristiques locales particulières (lagon fermé, forts courants locaux saisonniers, etc). Le cardinal *M. berndti* et le mérrou gâteau de cire *E. merra* mettent en évidence des barrières de connectivité plus marquées dans la région. Il existe un groupe central au niveau du bassin des Comores d'une part, formant un réseau dense de populations fortement connectées. D'autre part, on distingue des populations périphériques au nord du canal du Mozambique (Tanzanie, Kenya, Seychelles) et au niveau des îles isolées des Mascareignes et du sud du canal du Mozambique (Europa et Juan de Nova). Il existe par ailleurs une forte différence entre Europa et les sites au nord du canal du Mozambique, avec

Juan de Nova, au centre du Canal, présentant des signatures génétiques intermédiaires. Il y aurait donc un « gradient » génétique pour cette espèce le long du canal. Cette structure génétique le long du canal du Mozambique a également été établie pour la tortue verte *Chelonia mydas* (Bourjea et al., 2007) et les ophiures (Hoareau et al., 2013). Les résultats pour le mérrou gâteau de cire *E. merra* montrent également que la population échantillonnée dans le Nord-Est de Madagascar présente des caractéristiques génétiques intermédiaires entre celles du canal du Mozambique et celles des Mascareignes, pouvant constituer une zone de transition entre deux populations distinctes.

Les barrières de connectivité issues de ces études génétiques sont par ailleurs en conformité avec certaines limites biogéographiques mises en évidence par d'autres études menées dans la région. Obura (2012) a identifié une zone de dispersion située au Nord du Canal du Mozambique (actuellement appelée le « triangle de corail » de l'Océan Indien) qui abriterait l'une des plus grandes diversités d'espèces de coraux constructeurs de récifs au monde. Cela pourrait s'expliquer par l'histoire géologique et les conditions hydrodynamiques autour de l'archipel des Comores qui est une zone de mélange alimentée par des courants tourbillonnants (Piton, 1989). De même, la pointe Nord de Madagascar (Cap d'Ambre) est une zone de convergence et d'*upwelling* qui conduit à un enrichissement significatif (plancton, nutriments) des eaux de surface (Piton, 1989). Ces conditions océaniques favorisent ainsi les échanges entre les récifs coralliens au Nord du Canal du Mozambique. Il existe également des similitudes avec les zones prioritaires pour la conservation des tortues vertes du sud-ouest de l'Océan Indien occidental proposées par Bourjea (2014 ; Figure 17b). Croiser les résultats issus de ces différents types d'études est indispensable pour améliorer les connaissances sur les patrons de connectivité au niveau régional et ainsi définir des plans de gestion adaptés. Cette approche multi-spécifique doit être développée dans la région Océan Indien. Toonen et al. (2011) ont adopté cette démarche dans l'archipel d'Hawaï en comparant les modèles de connectivité de 27 espèces marines (poissons récifaux, mammifères marins, gastropodes, échinodermes, cnidaires, crustacés, élasmobranches). Cette analyse met en évidence des barrières de connectivité non décelables lors d'études mono-spécifiques, et a permis de déterminer le nombre minimal d'unités de gestion spatialement distinctes pour une gestion efficace de la biodiversité marine dans l'archipel.

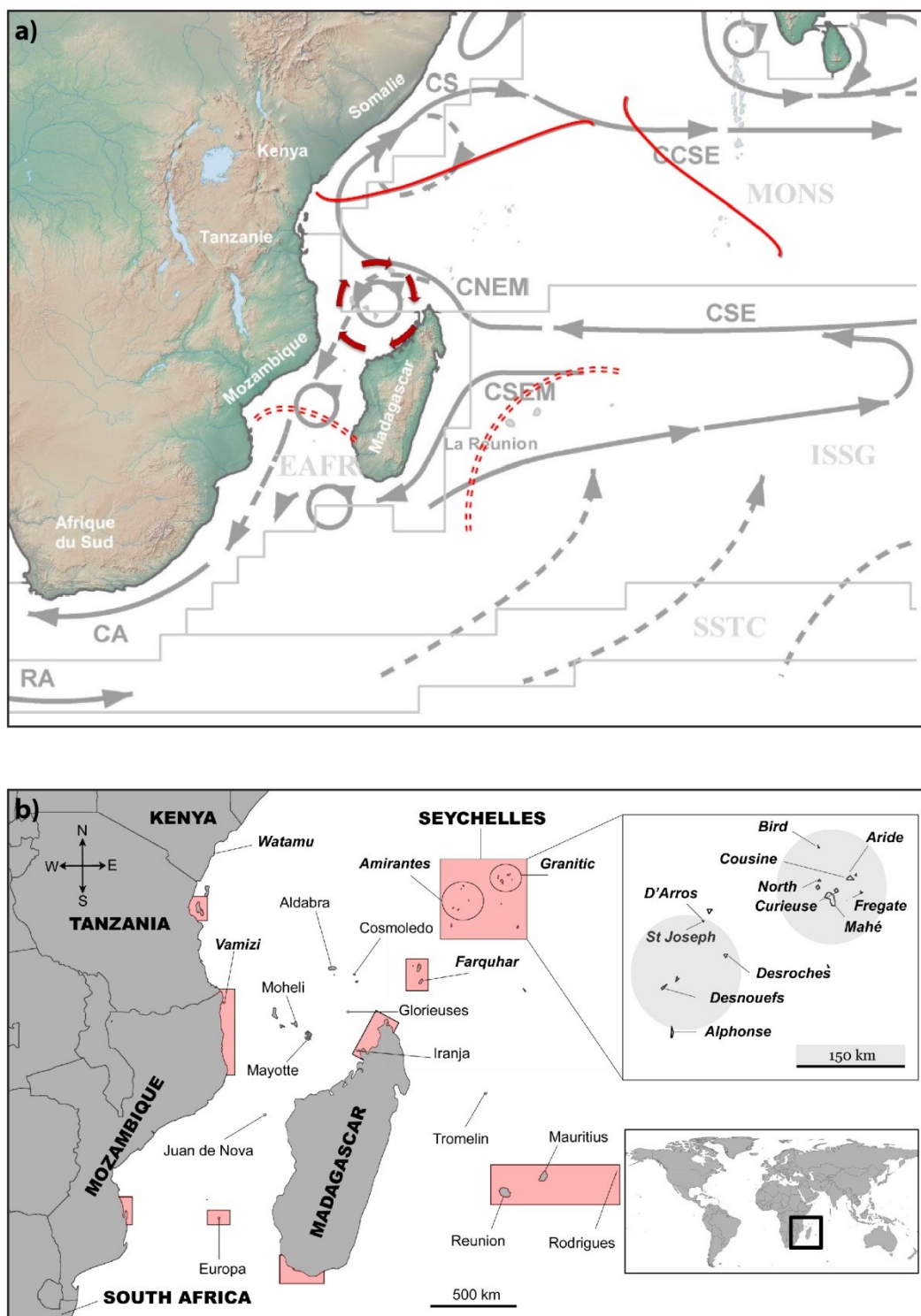


Figure 17 : Unités de gestion mises en évidence par les travaux de Muths et al., 2012 (a) et Bourjea, 2014 (b)

Les AMP de la région abritent environ 20 % de récifs coralliens. Ces AMP sont globalement bien représentées dans chaque cluster. En effet, il y a une AMP par cluster au minimum, sauf

dans le cluster des îles Seychelloises « Sud » où il n'y en a pas. Cependant, seulement trois sites sur sept dont l'indice de centralité est élevé (occurrence = 4) abritent une AMP (Europa, Mayotte, et les deux complexes récifaux de la côte Est Mozambicaine : Moma et Angoche). Il est donc important de considérer les autres sites ayant un indice de centralité élevé comme sites prioritaires de conservation. Il s'agit de Cosmoledo (10) ainsi que les deux complexes récifaux de la côte Ouest malgache : Majunga et Masoarivo (21, 29). Quatre autres sites peuvent être ajoutés à cette liste tels que l'île Platte (5), Farqhar (11), Agalega (12) et Geyser (15), dont le nombre d'occurrence est de 3. Nous recommandons également de considérer le récif de Pebane (25) au Mozambique, qui a été écarté de toutes les analyses puisqu'il est complètement isolé des autres récifs, pour toutes les DVL testées.

Les résultats de ces analyses ont été confrontés avec la carte des impacts anthropiques à l'échelle globale, publiée par Halpern (2009 ; Figure 18). En considérant exclusivement les récifs « fortement » et « très fortement » impactés, l'analyse montre que seulement 14.8 % des récifs sont dans l'enceinte d'une AMP, et 15.5 % sont en dehors. Cela montre qu'il reste encore beaucoup de zones à protéger dans la région. Ce genre d'informations peut être croisé avec les données de connectivité afin de déterminer les sites potentiels de conservation en vue de la mise en place d'un réseau d'AMP écologiquement cohérent.

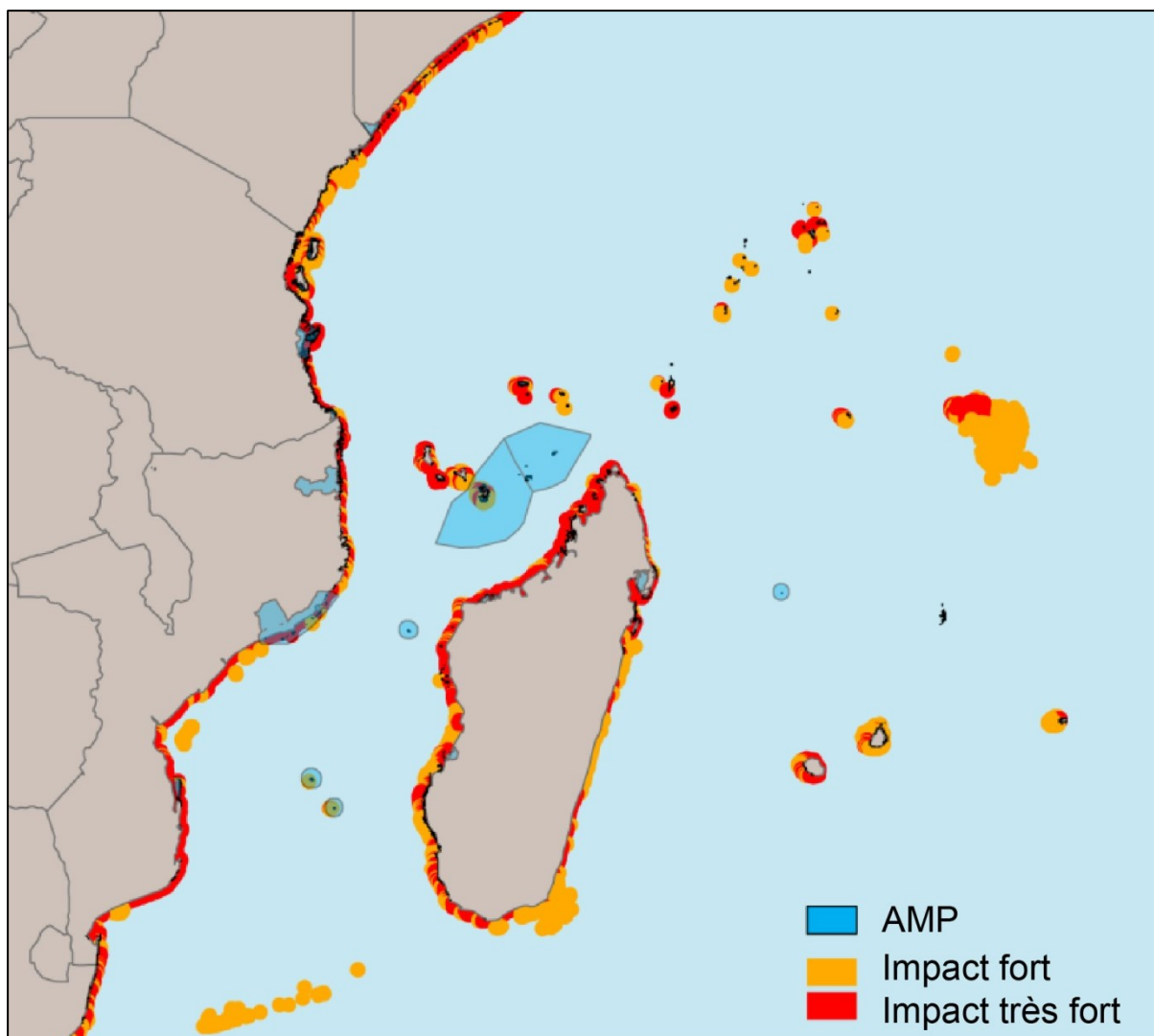


Figure 18 : Impacts anthropiques et Aires Marines Protégées de l’Océan Indien Occidental

4.2.4 A model-based evaluation of Western Indian Ocean connectivity - Implications for future marine spatial planning policies (Crochelet et al., 2015a ; soumis à ICES Journal of Marine Science)

Title

A model-based evaluation of reef fish connectivity - Implications for future marine spatial planning policies in the Southwestern Indian Ocean

Authors

Estelle Crochelet*, Jason Roberts, Michel Petit, Pascale Chabanet

Authors' addresses

Estelle Crochelet*, IRD - CoRéUs (UR 227) / ESPACE-DEV (UMR 228), CS 41095 - 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Jason Roberts, Duke University, Marine Geospatial Ecology Laboratory, Nicholas School of the Environment, Durham, NC 27708, USA.

Michel Petit, IRD/France-Sud direction, 911 Avenue Agropolis, 34394 Montpellier Cedex, France.

Pascale Chabanet, IRD CoRéUs (UR 227), CS 41095 - 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Corresponding author

Estelle Crochelet

Tel.: +262 (0)2 62 29 99 02; Fax: +262 (0)2 62 48 33 53

E-mail address: estelle.crochelet@ird.fr

Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Parc Technologique Universitaire, 2 rue Joseph Wetzell, CS 41 095, 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Abstract

Marine resources are under increasing pressure from a wide variety of threats such as overfishing, offshore energy development, and climate change. As marine ecosystems degrade, so do the well-being and livelihoods of humans that depend directly on the ecosystem goods and services they provide. Marine protected areas have been proposed to

protect biodiversity, restore damaged ecosystems, sustain fisheries, and rebuild overexploited stocks. The effectiveness of marine protected areas depends in part on their effectiveness as connected networks, linked over large areas by ecological processes such as larval dispersal. Here, we applied a biophysical model driven by ocean currents derived from satellite altimetry to evaluate connectivity between Western Indian Ocean reefs. We applied graph-theoretic analysis, including clustering and a betweenness centrality metric. Our results show high interconnectivity within several regions (Mozambique Channel, Mascarene archipelago) and lower connectivity across the WIO region. We compared the results with the current MPA network, and proposed sites/reefs that should be considered priority sites for MPA implementation. Our results are timely, considering the oil and gas exploration that is ongoing in the region. We discuss implications for transboundary marine policies and regional cooperation in the Western Indian Ocean, and advocate the creation of a regional-scale organization to structure interactions among the different actors.

Keywords

Coral reef, Connectivity, Conservation (=MPA), Fishery management, Larval duration, Remote sensing

1. Introduction

The world's coastal resources are being fundamentally altered by the combined effects of climate change, overfishing, pollution, and disease (Hughes et al., 2003; Hoegh-Guldberg et al., 2007, Srinivasan, 2012). 19% of the global extent of coral reefs has already been lost, with a further 35% under threat of loss within the next 20-40 years (Wilkinson, 2008). This will have significant impacts on the well-being and livelihoods of over 500 million people worldwide who depend directly on the ecosystem goods and services they provide (Moberg and Folke, 1999). Managing these resources effectively is crucial, from both social and ecological perspectives.

The importance of an integrated ecosystem approach to the management of the ocean has been recognized (Lester et al. 2009; Foley et al. 2010), and environmental tools such as marine protected areas (MPAs) have emerged as a key conservation strategy. MPAs have been implemented to conserve or restore species, fisheries, habitats, ecosystems, and

ecological functions (NRC, 2001; Russ et al., 2004; Mouillot et al., 2008; Guidetti, 2008; Lester et al., 2009; Pujolar, 2013; Bennett, 2014; Costello, 2014; Rossiter, 2014). They have also been increasingly employed for poverty alleviation (Gjertsen, 2005) and climate change mitigation and adaptation (McLeod et al., 2008). In October 2010, the United Nations Convention on Biodiversity reaffirmed the goal of protecting and effectively managing 10% of the sea in MPAs by 2020 (Toropova et al., 2010). Although MPAs are expanding rapidly (Gray, 2008), they currently cover only about 2.3% of the world's oceans (Spalding et al., 2013).

The effectiveness of MPAs depends in part on the maintenance of demographic and genetic connections through processes such as the dispersal of larvae, to support population replenishment, persistence, and gene flow within protected areas, between protected areas, and in adjacent habitats (García-Charton et al., 2008; Botsford et al., 2009). Many recent studies investigate how networks of MPAs can be designed to protect and secure natural patterns of connectivity (Lubchenco et al. 2003; Cowen et al. 2007; Jones et al. 2007; Almany et al. 2009; Jones et al. 2009; McCook et al. 2009). Conservation organizations also recognized the importance of incorporating connectivity knowledge into MPA design (Salm & Coles, 2001; Laffoley, 2008; Conservation International, 2009; Green et al., 2009; Roberts et al., 2010a;). Determining whether protected areas are ecologically connected as a network, as well as where new MPAs should be established to promote network function requires information on the connectivity of populations across large areas (Fenberg, 2012).

Larval dispersal is an important process connecting marine populations, but assessing the larval connectivity between distant populations is very challenging, and must consider both the physical processes of hydrodynamic transport (horizontally and vertically) and the biological traits of larvae. Many marine reef species have a bipartite life cycle and experience pelagic larval stages. Larvae may remain in the mid-water layers for days to months and acquire swimming and sensory capabilities that enable them to control part of their dispersal (Leis, 2002; Kingsford et al., 2002). Larval dispersal is notoriously difficult to study empirically due to the small size of larvae and long dispersal distances, up to hundreds of kilometers from their initial release site (Leis, 1984; Victor, 1987), and the details of the patterns of dispersal and larval exchange vary among species. By and large, these patterns remain an unknown critical gap in the scientific knowledge required for the effective

management of marine systems (Sale et al. 2005; Cowen & Sponaugle 2009; Foley et al. 2010; Wilson et al. 2010).

A variety of approaches (genetics, microchemical fingerprinting, stable isotopes, otolith chemistry and otolith shape analysis) have been developed to assess patterns of larval dispersal and fish population connectivity across the marine environment. However many techniques have limited spatial and temporal coverage. Numerical transport models have then been developed to infer pattern of larval dispersal (Schultz & Cowen, 1994; Roberts, 1997; Cowen et al., 2000; Trembl et al., 2008; Mora et al., 2012) and are increasingly being used worldwide for the design of MPAs (Planes et al., 2009) and fisheries management (Gaines et al., 2010).

The aim of this paper is to model connectivity patterns between reef ecosystems of the Western Indian Ocean (WIO). To characterize these patterns, we utilized a hydrodynamic connectivity model (Trembl et al., 2008) implemented in the Marine Geospatial Ecology Tools software (Roberts et al., 2010b), and applied cluster analysis and centrality measurement to understand the structure of the resulting connectivity network. Focusing on the implications of the connectivity analysis for marine spatial planning, we compared the connectivity matrix with the current MPA network and identified future potential sites required to complete the MPA constellation. Finally, we discussed implications for transboundary marine policies and regional cooperation in the Western Indian Ocean.

2. Methods

2.1 Study area

The study area (Western Indian Ocean) lies between 2° N and 35° S and 25-70° E (Figure 1). It includes coastal and island reefs (45 425 km²).

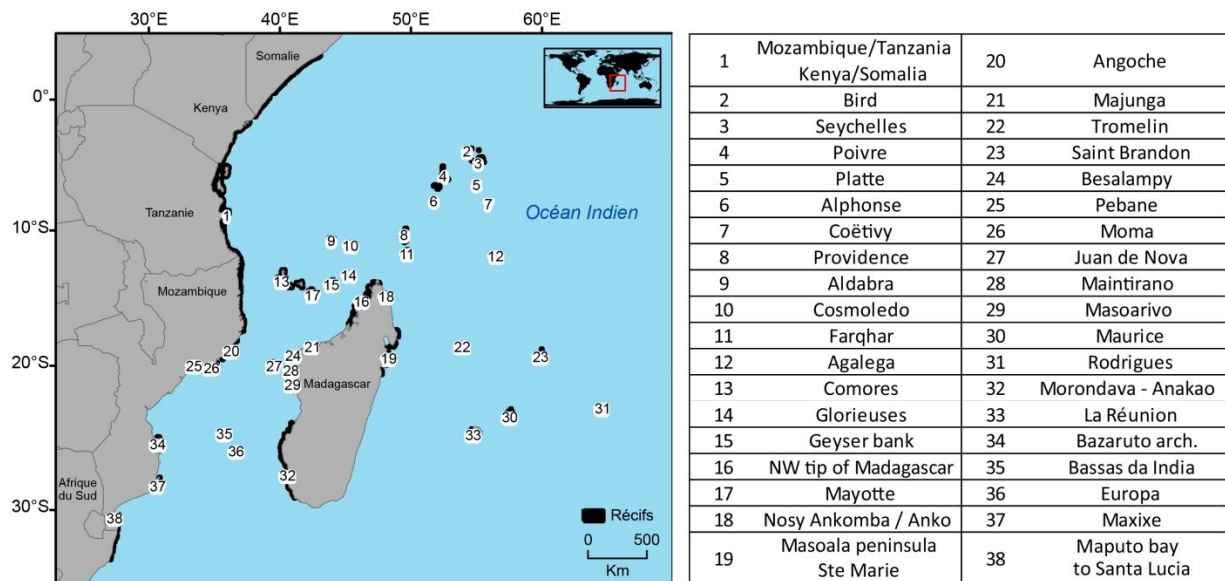


Figure 1: Coastal and island reefs and their analysis identification number

At the regional scale, the reefs are influenced by several currents (Figure 2). The *South Equatorial Current* flows east-to-west between 4° N and 20° S. It splits into the *Mozambique current* and the *East Madagascar current* when it reaches Madagascar (Tomczack & Godfrey, 1994; Chapman et al., 2003). The *Mozambique current* diverges next to Comoros, flowing south into the Mozambique Channel and north, becoming the *East African Coastal current*, and meeting the *Somali current*. The *East Madagascar current* flows south along Madagascar's east coast and meets the *Agulhas Current*. The latter flows from the northern end of the Mozambique Channel south along the east coast of Africa to Cape Agulhas (27°S to 40°S). The sources of the Agulhas Current include the *East Madagascar Current*, the *Mozambique Current*, and a reticulated part of the *Agulhas Current* itself.

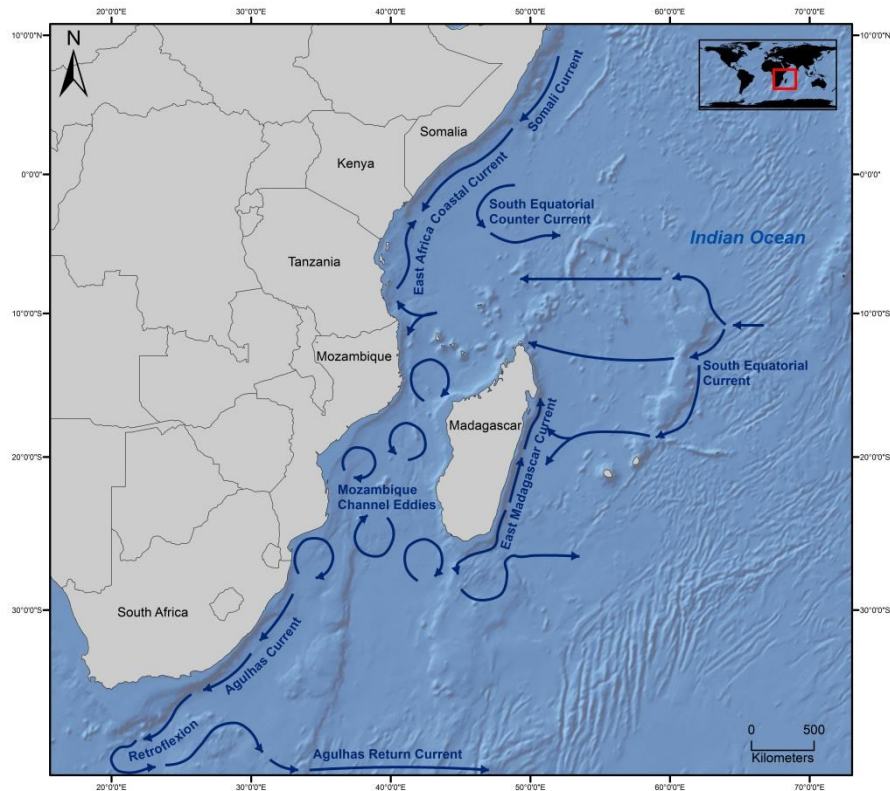


Figure 2: Major currents in the western Indian Ocean (reproduced from Lutjeharms & Bornman, 2010)

The climate of this region is tropical. During the rainy season (November to May), cyclones occur episodically, with variable trajectories but generally following a south westerly direction (Ginis, 2002). They cause significant perturbations in marine ecosystems at varying spatial and temporal scales, occasionally affecting coral reef structure and communities (Harmelin-Vivien, 1994, Gardner et al., 2005).

The region covers about 40 degrees of latitude and hosts a high biodiversity (Tessema & Salm, 1998; Obura et al. 2004; WWF, 2004a; WWF, 2004b). It is home to at least 350 species of coral (Obura, 2012), 11 species of mangrove, and 12 species of seagrass, together with 1500 species of fish, 3000 species of molluscs, 450 species of crabs, 300 species of echinoderm and five of the world's seven marine turtle species (WWF, 2004a; WWF, 2004b; Guerreiro et al. 2010). However, despite the substantial value of its environmental assets, the WIO faces significant resource management and environmental challenges (Moffat et al, 1998). Four overarching threats to marine biodiversity have been identified:

overexploitation of natural resources, habitat degradation, land-based sources of pollution, and marine pollution (WWF, 2004a; WWF, 2004c; WWF, 2004d; Borja et al. 2008; Billé & Rochette 2010).

The first MPAs in WIO were implemented in 1965 in Mozambique (IUCN, 2000). Madagascar and Kenya followed within three years (UNEP-WCMC, 2010). Early MPAs tended to be small ($<10\text{km}^2$) and designed to protect a specific habitat. By the 1990s, the emphasis had shifted to larger, multiple-use sites, based on more participatory forms of management (Rocliffe et al, 2014). Today, all WIO countries host MPAs except Somalia where conservation is difficult to set up (IUCN, 2000; Barrow et al., 2007). 75 MPAs have been declared in the region with a total coverage of $183\,975\text{ km}^2$, but still covering less than 10% of the continental shelf in the region (Rocliffe et al., 2014). 66% of reefs in the WIO are considered at risk from local threats, with half rated at high or very high risk, especially in Somalia, Tanzania, Comoros and La Réunion island where more than 90% of reefs are threatened from activities such as overfishing, watershed-based pollution, and dynamite fishing.

2.2 Hydrodynamic connectivity model

We modelled larval dispersal patterns for the WIO region using the modeling framework of Treml et al (2008) implemented in the Marine Geospatial Ecology Tools (MGET) software (Roberts et al., 2010b). This framework uses a two-dimensional Eulerian advection-diffusion algorithm to simulate the transport of larvae by dynamic ocean currents and turbulent diffusion. The dispersal simulation outputs a connectivity matrix that specifies, for each pair of source and destination reefs, the peak concentration of larvae released by the source reef that reached the destination reef.

For the study area definition, we used shoreline data from the GSHHS database (<ftp://ftp.soest.hawaii.edu/pwessel/gshhs/>, Wessel & Smith, 1996) and reef locations from the World Atlas of Coral Reefs (UNEP-WCMC) at 1 km resolution. We downloaded daily surface geostrophic current velocities (deduced from remote sensing altimetry data) from AVISO (<http://www.aviso.oceanobs.com>) at $1/3^\circ$ resolution ("Global DT-Upd Merged MADT" products) for 2006 through to 2010. We interpolated missing geostrophic current values using the Laplace interpolation method available in MGET. We organized all data as rasters

projected into the World Mercator coordinate system with the WGS84 datum and a 33 km cell size.

Pelagic larval duration (PLD) is the period of time during which larvae remain viable and capable of settling, and varies by species. Trembl et al. (2012) offered evidence that PLD is one of the primary determinants of seascape-wide connectivity. To evaluate how PLD affects connectivity in the WIO region, we performed dispersal simulations for PLDs of 10, 20, 30, 40 and 50 days. For each year, we back-calculated the larval release time (t_0) for each new moon corresponding to “new moon date - PLD” and running until the PLD elapsed, resulting in approximately 12 simulations per year.

2.3 Connectivity analysis

Using the R statistical software (R Development Core Team, 2012), for each PLD we summarized the five years of connectivity matrices that resulted from the simulations into mean connectivity matrices, and then migration matrices (Bobmer & Cavalli-Sforza, 1968). The migration matrices represent the proportion of larvae coming in from each reef (migration matrix of imports) and the proportion of larvae exported to each reef (migration matrix of exports). The migration matrix of imports (Figure 3, a) represents the proportion of settlers arriving to site j (column) that came from site i (row). It shows, for each “sink” reef (column), the proportion of larvae coming from different “source” reefs (rows). The migration matrix of exports (Figure 3, b) shows the proportion of larvae leaving site i (row) that recruits in site j (column). It shows, for each source reef (row), the proportion of larvae exported to each sink reef (column).

Next, to identify groups of reefs that were interconnected at sub-regional scale, we applied a clustering algorithm to the mean connectivity matrices. Clustering is the task of grouping a set of objects in such a way that objects in the same group (called a cluster) are more similar (in some sense or another) to each other than to those in other groups (clusters). The goal of data clustering, also known as cluster analysis, is to discover the natural groupings of a set of objects (Jain, 2010). We used APCluster, an R package for affinity propagation clustering (Bodenhofer et al., 2011). This method has been developed to cluster images of faces, detect genes in microarray data, identify representative sentences in a manuscript, and identify cities that are efficiently accessed by airline travel (Frey and Dueck, 2007). In our analysis, we

sought to identify clusters of highly connected reefs. Finally, for each PLD, to highlight which reefs act as gateways for spreading individuals through the network, in the manner of the “stepping stone” concept from landscape ecology (Kininmonth et al., 2010), we calculated betweenness centrality metrics for all nodes in the mean connectivity network. The betweenness centrality metric measures the proportion of shortest paths between nodes that pass through a given node (Borgatti, 2005). Nodes in the network (i.e. reefs) with high betweenness centrality are gateways through which individuals (and thus genes) have to pass in order to spread to other nodes, and therefore may be the most important for multigenerational connectivity within the region. We calculated betweenness centrality with the R package *igraph* (Csardi and Nepusz, 2006). To summarize the results and identify reefs with consistently high betweenness independent of PLD, we counted the number of PLDs for which each reef’s betweenness centrality score was higher than the mean for that PLD. Hereafter, we refer to this count as the “occurrence” score for the reef (Figure 5, Occurrences column). “Occurrences” ranges from 0 to 5.

3. Results

- **Migration matrices**

Eight source-sink sub-regions were identified by visual inspection: A: Comoros, South Seychelles, North tip of Madagascar and East African Coast; B: North Seychelles; C: South Seychelles; D: Comoros, North tip of Madagascar and the North of the Mozambique channel; E: Tromelin to East Madagascar; F: Mascarene archipelago; G: From Comoros region to the middle of the Mozambique Channel; H: From the middle of the Mozambique Channel to Comoros region; I: reefs of the middle and South of the Mozambique channel.

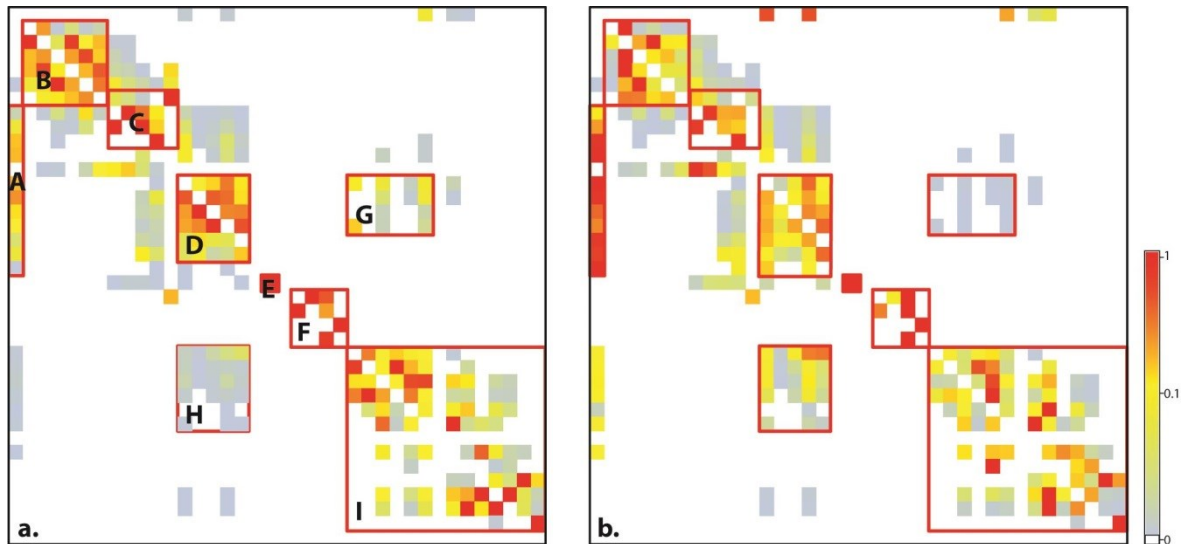


Figure 3: Migration matrices representing (a) imports of larvae and (b) exports of larvae for PLD = 30 days, averaged across all simulations.

The results suggest that, for a PLD of 30 days (the median value we tested), reefs in the WIO region were connected by larval dispersal during the studied period in a patchy fashion, with high interconnectivity within several sub-regions, and lower connectivity across the entire WIO region. This pattern was evident in both the import and exports matrix. For example, the matrices indicate strong connections among reefs within the Mozambique Channel area (Fig 3, region H), within the North Seychelles (B), and South Seychelles (C) islands, and between Tromelin and East Madagascar (E). Moreover, although the Mascarene archipelago islands seem to be well connected to each other they are isolated from the other reefs of the region (F).

As PLD increased, the number of connections increased (results not shown). At low PLDs, some reefs did not exchange larvae with any other reefs, i.e. they were completely disconnected from the network. For example, at a PLD of 10 days, reefs of Pebane (25), Masoala Peninsula / Sainte Marie (19), and Tromelin and the Mascarene Archipelago were disconnected. Pebane's reef (25) was disconnected at all PLDs we tested. The next section illustrates this further.

- **Clustering**

Cluster analysis allowed the identification of groups inside which reef are interconnected at a sub-regional scale (Figure 4).

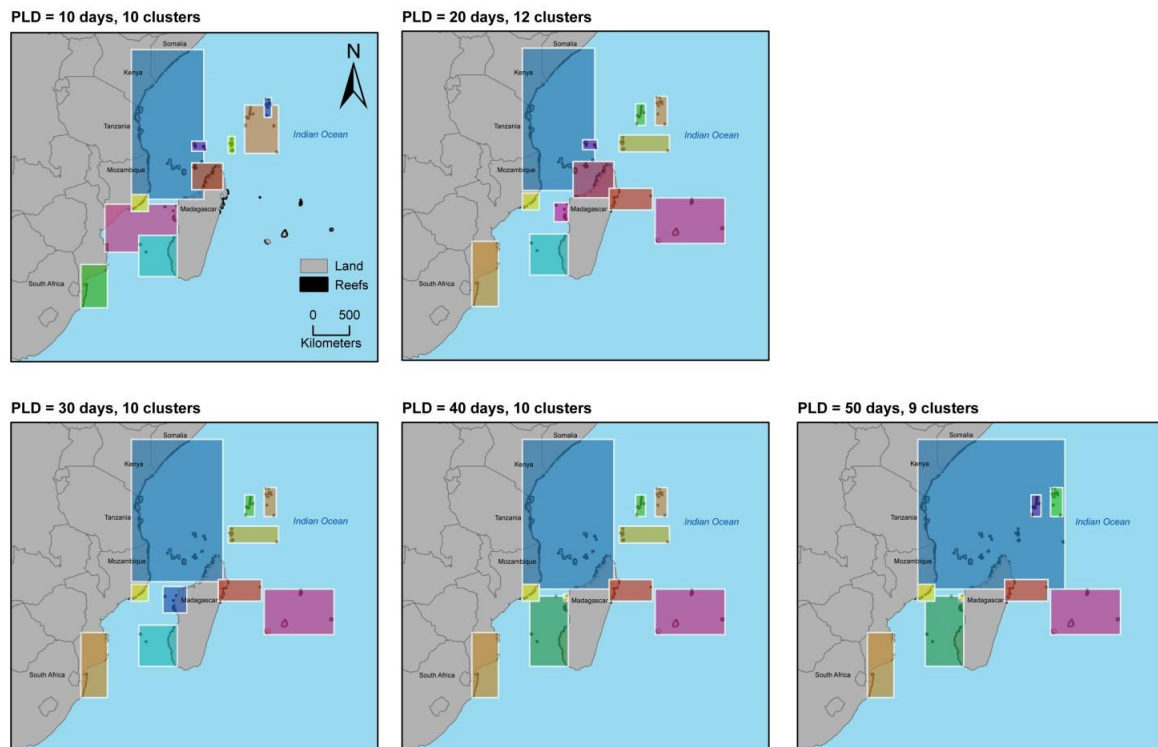


Figure 4: Reefs clusters according to PLD (10 to 50 d)

The number of clusters ranged from 9 (PLD = 50 d) to 12 clusters (PLD = 20 d). As PLD increased, several clusters gained additional reefs. For example, at PLDs of 10-30 days, Morondava / Anakao reefs (32), Bassas Da India (35), and Europa (36) formed a cluster (Figure 4, upper left panel, cyan box); when PLD increased to 40 or 50, the cluster extended to include Juan de Nova (27) and Masoarivo reefs (29). At a PLD of 10 days, reefs extending from Santa Lucia to Maxixe (37, 38) formed a cluster (Figure 4, upper left panel, green box); at higher PLDs, this cluster extended to include Bazaruto archipelago reefs (34). Finally, this phenomenon was most pronounced with the African east coast reefs (1), which was first clustered only with Comoros, Mayotte, Geyser bank and Majunga reefs (13-15, 21) at a PLD of 10 days (Figure 4, upper left panel, large blue box), but expanded as PLD increased to 50 days to include all of Madagascar's northern reefs and the northern part of the Seychelles

archipelago. This effect may have resulted from our decision to treat the African east coast as a single contiguous reef, rather than breaking it up.

In contrast, several clusters did not change as PLD increased. Notably, the Mascarene Archipelago reefs remained a distinct cluster for PLDs of 20-50 days (they were not connected at PLD = 10 d); the same pattern occurred with Tromelin and the east Madagascar reefs (Masoala peninsula / Sainte Marie), and reefs of Angoche and Moma in Mozambique.

- **Betweenness centrality**

Betweenness centrality was highly variable across reefs depending on PLD (Figure 5). Four reefs had a betweenness centrality of zero for all PLDs we tested: Nosy Ankomba / Nosy Anko reefs in Madagascar (18), Pebane reefs in Mozambique (25), La Réunion reefs (33) and reefs extending from Santa Lucia in South Africa to Maputo in Mozambique (38). This indicated that they were not central for multi-step connectivity in the network at all PLDs we tested.

Ten reefs (26%) have no occurrences, suggesting they were relatively less important to the overall connectedness of the network. No reefs had the maximum possible occurrence score of 5. Seven reefs tallied 4 occurrences: Cosmoledo (10), Mayotte (17), Angoche (20), Majunga (21), Moma (26), Masoarivo (29) and Europa (36). The analysis suggests that these reefs are the most important for multigenerational connectivity within the WIO.

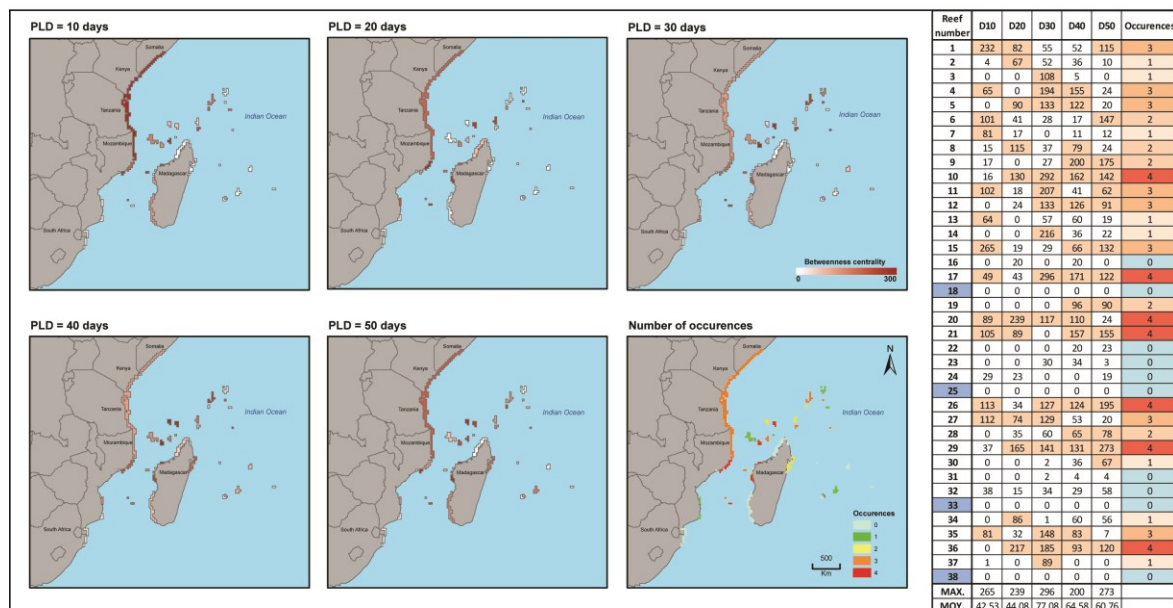


Figure 5: Betweenness centrality of reefs within the Western Indian Ocean according to PLD. Columns D10-D50 refer to PLD values. See identification of reef number in Figure 1.

4. Discussion

Together, these results allow us to identify source-sink relationships between reefs (migration matrices of imports and exports), to understand the scale and geographic patterns of connectivity in the region (cluster analysis), and highlight reefs of importance for multigenerational connectivity within the WIO (betweenness centrality analysis). Below, we evaluate the methods used and discuss the implications of these results for marine spatial planning. We conclude by comparing our findings to the current MPA network and propose potential sites to complete the MPA constellation.

• Study limitations

The hydrodynamic model discussed above provides indications to evaluate the connectivity in terms of connectance and larval flow direction. Nonetheless, this study has limitations concerning the model itself as implemented at the time this study was performed. The hydrodynamic model could be improved by accounting for additional oceanographic and biological factors as discussed in Crochelet et al. (2013). However, Treml et al. (2012) show evidence that PLD is one of the primary determinants of seascape-wide connectivity and

that larval behavior is much more important at local scales (i.e. local retention) than regional scale.

This study also experienced limitations concerning reef location raster. Indeed, during the spatial treatment all the reefs of the East African coast were aggregated together resulting in a long reef (reef 1). This latter should be “cut” every 50/100km for a future analysis to give more precise results in this area.

- **Connectivity of larvae in the WIO**

This connectivity study allowed comparing results between 5 types of larvae (from 10 to 50 days of PLD) and over a large extent (Western Indian Ocean region, 38 reefs). First it highlights that connectivity increase when PLD gets longer. Larvae go geographically further but also the connectance is higher. Secondly it helps to identify groups of connected (North and South Seychelles) and isolated reefs (i.e. Mascarene archipelago), and also the way of those connections between reefs.

- **Migration matrices, Clustering and Betweenness centrality**

Migrations matrices and clustering analysis gives the same results. It thus supports our regional connectivity analysis highlighting groups of connected reefs. Combining the two methods may be more reliable than a simple reading because sometimes we had a doubt on one reef concerning its belonging to one cluster or another. This is an experimental approach as APCluster has been developed in very different domains (face images clustering, genes detection in microarray data, representative sentences identification in a manuscript, or airport connectivity) but not used in ecology. It shows pertinent results and a quick implementation, and that would be interesting to test it with a finer-scale connectivity matrix including a lot of sites. The betweenness centrality analysis comes to support these results highlighting reefs which are central in the network for multi-step connectivity. The results are consistent with the clustering analysis. Moreover, during the two analyses, the same reef was identified as isolated: Pebane’s reef (25) in Mozambique. This result has been verified by a connectivity degree analysis (neighborhood of graph vertices, *igraph* package, not presented here), which shows this reef as the only one completely isolated from the network.

The three methods of analysis used in this study (migration matrices, clustering and betweenness centrality calculation) show complementary results but are also strengthening each other.

The results are congruent with genetic analysis performed in the region. Muths et al. (2011, 2012, 2014) provided information about the genetic diversity and differentiation of three reef fish species (*E. merra*, *L. kasmira* and *M. berndti*) to estimate the connectivity of coral fish in the southwestern Indian Ocean. They identified three main regions: the Mascarene archipelago, the Northern Mozambique Channel (Tanzania, Kenya, Seychelles) and patchy structures within the Mozambique Channel. This genetic structure along the Mozambique Channel was also reported for the green turtle *Chelonia mydas* (Bourjea et al., 2007) and for brittle-stars (Hoareau et al., 2013) without the emergence of a clear shared pattern. We also found similarities with the biogeographic boundaries identified for reef-building corals by Obura (2012) and conservation priority zones for the green turtle *Chelonia mydas* by Bourjea (2014).

- **Potential implications for conservation and fisheries management**

Our study shed some light on the likely geographical scale of connectivity and reef centrality in the WIO. This information provides support for spatial based planning processes and regional cooperation (Figure 6).

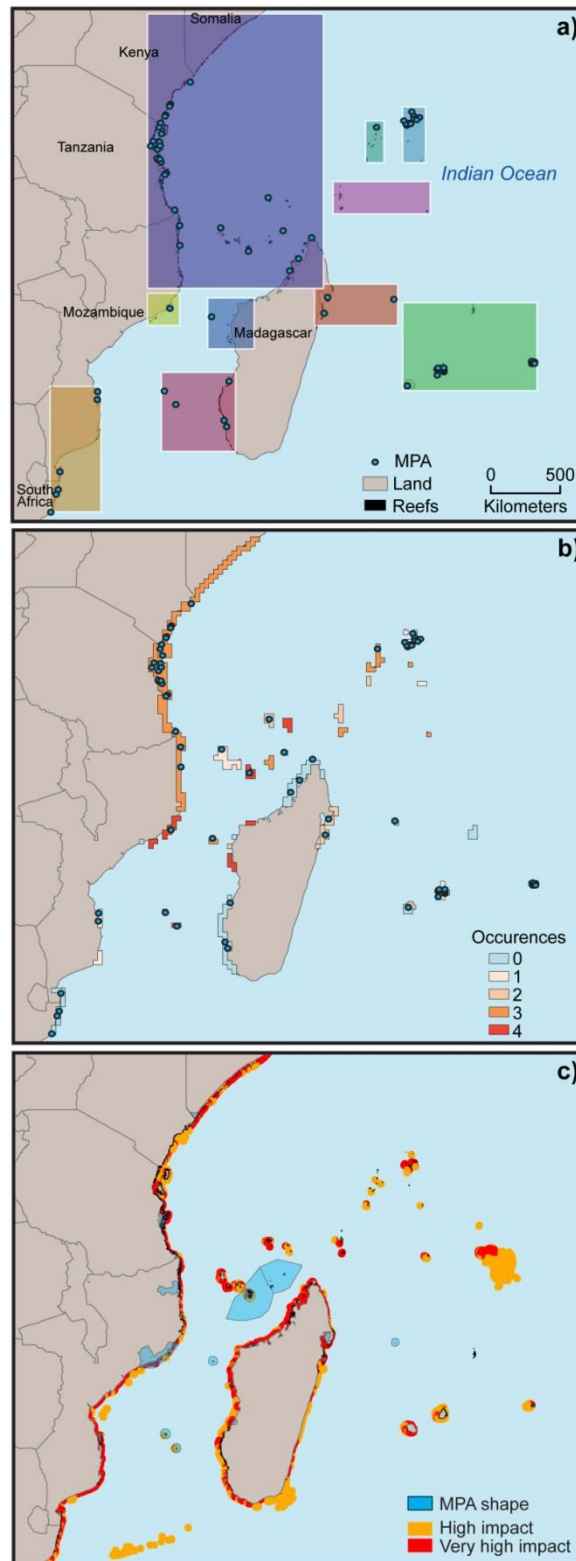


Figure 6: Crossed analysis between clustering results (a), betweenness centrality (b), human impacts (according to Halpern, 2009) and MPA locations (c)

MPAs of the region include approximately 20% of reefs (Figure 6a). MPAs are globally well represented in every cluster. There is at least one MPA per cluster except in the “South Seychelles” cluster where there is no MPA. However, only three sites (out of seven) of high centrality (Figure 6b; number of occurrences = 4) host one MPA (Europa, Mayotte, Moma and Angoche). It is thus important to consider the other high centrality sites as priority sites for MPA implementation: Cosmoledo (10), Majunga (21) and Masoarivo (29). Four more sites can be added to this list such as Platte Island (5), Farqhar (11), Agalega (12) and Geyser bank (15), with a number of betweenness centrality occurrences of 3. We would also recommend considering Pebane’s reef (25) in Mozambique, which was discarded from all analysis because completely isolated for all PLD.

Moreover, we experimented a multidisciplinary approach comparing our findings with human activities that affect coral reef systems (Figure 6c). We thus used the map of world human impacts from Halpern (2009) considering only the highest impacts: “very high” impacted zone and “high” impacted zone. The analyses show that only 14.8% (2354 km²) of highly impacted reefs are inside MPAS and 15.5% (3508 km²) are outside MPAs. This kind of geographic data is very useful and could be crossed with connectivity information in planning software to define potential MPA locations to complete the network.

This connectivity study shows that the MPA implementation in the WIO has to be designed as a network and planned at the regional scale to maintain connectivity and the health of spawning stocks. Thus different governments would need to work together to create an effective cross-boundary and transnational management. Moreover, this could lead to the establishment of a strong social network to complement the already existing ecological one. The establishment of an MPA network is a way to create links between countries knowing that the resources of a country also depend on those of neighboring countries. Networks of scientists as well as NGOs play an important role in developing, maintaining and promoting exchanges between countries. The regional scale conservation planning could be set-up through international cooperation only including groups of countries (corresponding with clustering results for example) but also through already existing regional instruments such as IOC (Indian Ocean Commission), EAC (East African Community) or Nairobi Convention. In the end, we can imagine the establishment of a unique organization to operate at the WIO-scale, aimed at structuring interactions among different actors (i.e. scientists, MPA managers,

decision makers and multisectoral stakeholders) with the collective goal of integrating connectivity into MPA networks planning. This concept has already been set up in the form of an alliance in the Indian Ocean: the Sargasso Sea Alliance in the Southern Indian Ocean (Garcia et al., 2013), or the Western Indian Ocean Sustainable Ecosystem Alliance which are voluntary associations of existing institutions with public and private partners. Last but not least, this initiative cannot continue in the coming years without appropriate funding. Each country could allocate a portion of its revenue from fisheries, tourism, resource exploitation etc for conservation. The bridging organization would be in charge of this management fund to promote common profits, prosperity and sustainable use of resources at the regional scale.

5. Conclusion

We tested different methods to analyze marine connectivity in the WIO such as clustering and betweenness centrality. Clustering gave information on groups of countries which should cooperate to preserve their common marine resources. Betweenness centrality analysis refers to how important a reef is for connecting other ones that would otherwise be disconnected. Comparing those results with the actual MPA constellation highlighted that several reef complexes have to be considered as next priority sites for MPA implementation: Pebane, Cosmoledo, Majunga, Masoarivo, Platte Island, Farqhar, Agalega and Geyser bank. This kind of information is crucial, especially considering the oil and gas exploration which currently takes place in the region. Moreover, the crossed-analyses with marine human impacts showed that a lot of reefs are still situated in very high impacted zones and should be placed in protection. Finally expected efforts to extend the current MPA network in the WIO will need a multinational collaboration, through political will, which is the key for successful marine environments protection. We advocated the creation of a unique organization operating at the regional scale to structure interactions among the different actors and which could be responsible of a common management fund. The success of governance across the borders of the countries will depend on the clarification of the responsibilities of each actors and their collaborative and concerted vision of the ocean particularly at political level.

Acknowledgements

We acknowledge the financial assistance of ASCLME program and WIOMSA (Western Indian Ocean Marine Science Association). We also thank Gaël Potin for his assistance in R computing.

Literature cited

Agardy, T., Bridgewater, P., Crosby, M. P., Day, J., Dayton, P. K., Kenchington, R., Laffoley, D., et al. 2003. Dangerous targets? Unresolved issues and ideological clashes around marine protected areas. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13: 353–367.

Agardy, T., di Sciara, G. N., and Christie, P. 2011. Mind the gap: Addressing the shortcomings of marine protected areas through large scale marine spatial planning. *Marine Policy*, 35: 226–232.

Almany, G. R., Connolly, S. R., Heath, D. D., Hogan, J. D., Jones, G. P., McCook, L. J., Mills, M., et al. 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs*, 28: 339–351.

Ban, N. C., Adams, V. M., Almany, G. R., Ban, S., Cinner, J. E., McCook, L. J., Mills, M., et al. 2011. Designing, implementing and managing marine protected areas: Emerging trends and opportunities for coral reef nations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408: 21–31.

Barrow, E., Mahler, F., Mosele, L., Mvovi, C., Ntahuga, L., et al. 2007. Sound Natural Resource Management: The Foundation for Achieving the MDGs in Somalia. Policy Brief.

Bennett, N. J., and Dearden, P. 2014. From measuring outcomes to providing inputs: Governance, management, and local development for more effective marine protected areas. *Marine Policy*, 50: 96–110.

Billé, R., Rochette, J. 2010. Feasibility Assessment of an ICZM Protocol to the Nairobi Convention.

Bodmer, W. F., and Cavalli-Sforza, L. L. 1968. A Migration Matrix Model for the Study of Random Genetic Drift. *Genetics*, 59: 565–592.

Bodenhofer, U., Kothmeier, A., and Hochreiter, S. 2011. APCluster: an R package for affinity propagation clustering. *Bioinformatics*, 27: 2463–2464.

Borgatti, S. P. 2005. Centrality and network flow. *Social Networks*, 27: 55–71.

Borja, A., Bricker, S. B., Dauer, D. M., Demetriades, N. T., Ferreira, J. G., Forbes, A. T., Hutchings, P., et al. 2008. Overview of integrative tools and methods in assessing ecological integrity in estuarine and coastal systems worldwide. *Marine Pollution Bulletin*, 56: 1519–1537.

Botsford, L. W., White, J. W., Coffroth, M.-A., Paris, C. B., Planes, S., Shearer, T. L., Thorrold, S. R., et al. 2009. Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs*, 28: 327–337.

Chapman, P., Marco, S. F. D., Davis, R. ., and Coward, A. . 2003. Flow at intermediate depths around Madagascar based on ALACE float trajectories. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 50: 1957–1986.

Conservation International. 2009. Proceedings of the 2008 Annual Seascapes Strategy Workshop, held December 11-13, 2008, in Kota Kinabalu, Malaysia. Conservation International, Arlington, VA, USA.

Costello, M. J. 2014. Long live Marine Reserves: A review of experiences and benefits. *Biological Conservation*, 176: 289–296.

Cowen, R. K., Lwiza, K. M. M., Sponaugle, S., Paris, C. B., and Olson, D. B. 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science*, 287: 857.

Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., and Werner, F. 2007. Population Connectivity in Marine Systems: An Overview. *Oceanography*, 20: 14–21.

Cowen, R. K., and Sponaugle, S. 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1: 443–466.

Crochelet, E., Chabanet, P., Pothin, K., Lagabriele, E., Roberts, J., Pennober, G., Lecomte-Finiger, R., et al. 2013. Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions. *Ocean & Coastal Management*, 86: 13–21.

Csardi, G., and Nepusz, T. 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal Complex Systems* 1695.

Fenberg, P. B., Caselle, J. E., Claudet, J., Clemence, M., Gaines, S. D., Antonio García-Charton, J., Gonçalves, E. J., et al. 2012. The science of European marine reserves: Status, efficacy, and future needs. *Marine Policy*, 36: 1012–1021.

Foley, M. M., Halpern, B. S., Micheli, F., Armsby, M. H., Caldwell, M. R., Crain, C. M., Prahler, E., et al. 2010. Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy*, 34: 955–966.

Frey, B. J., and Dueck, D. 2007. Clustering by Passing Messages Between Data Points. *Science*, 315: 972–976.

Gaines, S. D., White, C., Carr, M. H., and Palumbi, S. R. 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 18286–18293.

Garcia, S.M., Cohen, H., Freestone, D., Martinez, C., Oral, N., Rogers, A., Verlaan, P.A., Vousden, D. 2013. An Ecosystem Approach to Management of Seamounts in the Southern Indian Ocean. Volume 4 – A Road Map towards sustainable use and conservation of biodiversity in the Southern Indian Ocean. Gland, Switzerland: IUCN. 32 + iv pp.

García-Charton, J. A., Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Claudet, J., Badalamenti, F., Benedetti-Cecchi, L., Falcón, J. M., et al. 2008. Effectiveness of European Atlanto-Mediterranean MPAs: Do they accomplish the expected effects on populations, communities and ecosystems? *Journal for Nature Conservation*, 16: 193–221.

Gardner, T. A., Côté, I. M., Gill, J. A., Grant, A., and Watkinson, A. R. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86: 174–184.

Ginis, I. 2002. Tropical Cyclone-Ocean Interactions. *Atmosphere-Ocean Interactions. Advances in Fluid Mechanics Series*, WIT Press. 33, 83-114.

Gjertsen, H. 2005. Can Habitat Protection Lead to Improvements in Human Well-Being? Evidence from Marine Protected Areas in the Philippines. *World Development*, 33: 199–217.

Gray, N.J. 2008. Producing Success: Co-Management of a Marine Protected Area in Belize. Unpublished paper. Nicholas School of the Environment, Duke University, Durham, NC.

Green, A. L., Fernandes, L., Almany, G., Abesamis, R., McLeod, E., Aliño, P. M., White, A. T., et al. 2014. Designing Marine Reserves for Fisheries Management, Biodiversity Conservation, and Climate Change Adaptation. *Coastal Management*, 42: 143–159.

Guerreiro, J., Chircop, A., Grilo, C., Viras, A., Ribeiro, R., and van der Elst, R. 2010. Establishing a transboundary network of marine protected areas: Diplomatic and management options for the east African context. *Marine Policy*, 34: 896–910.

Guidetti, P., Milazzo, M., Bussotti, S., Molinari, A., Murenu, M., Pais, A., Spanò, N., et al. 2008. Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? *Biological Conservation*, 141: 699–709.

Harmelin-Vivien, M. L. 1994. The effects of storms and cyclones on coral reefs: a review. *Journal of Coastal Research*: 211–231.

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., et al. 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318: 1737–1742.

Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., et al. 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science*, 301: 929–933.

IUCN. 2000. Progress In Implementing The Jakarta Mandate In The Eastern Africa Region. A Report to the Fifth Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity.

Jain, A. K. 2010. Data clustering: 50 years beyond K-means. *Pattern Recognition Letters*, 31: 651–666.

Jones, G. P., Russ, G. R., Sale, P. F., and Steneck, R. S. 2009. Theme section on ‘Larval connectivity, resilience and the future of coral reefs’. *Coral Reefs*, 28: 303–305.

Jones, G., Srinivasan, M., and Almany, G. 2007. Population Connectivity and Conservation of Marine Biodiversity. *Oceanography*, 20: 100–111.

Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., and Pineda, J. 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70: 309–340.

Kininmonth, S., De’ath, G., and Possingham, H. 2010. Graph theoretic topology of the Great but small Barrier Reef world. *Theoretical Ecology*, 3: 75–88.

Laffoley, D. d’A. (ed.) 2008. Towards Networks of Marine Protected Areas. The MPA Plan of Action for IUCN’s World Commission on Protected Areas. IUCN WCPA, Gland, Switzerland. 28 pp. ISBN: 978-2-8317-1091-4

Leis, J.M. 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Océanographie Tropicale*, 19: 181-192.

Leis, J. 2002. Pacific Coral-reef Fishes: The Implications of Behaviour and Ecology of Larvae for Biodiversity and Conservation, and a Reassessment of the Open Population Paradigm. *Environmental Biology of Fishes*, 65: 199–208.

Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., et al. 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series*, 384: 33–46.

Lubchenco, J., Palumbi, S. R., Gaines, S. D., and Andelman, S. 2003. Plugging a hole in the ocean: The emerging science of marine reserves. *Ecological Applications*, 13: 3–7.

Lutjeharms, J. R. E., and Bornman, T. G. 2010. The importance of the greater Agulhas Current is increasingly being recognised. *South African Journal of Science*, 106. <http://www.sajs.co.za/index.php/SAJS/article/view/160> (Accessed 30 September 2014).

McCook, L. J., Almany, G. R., Berumen, M. L., Day, J. C., Green, A. L., Jones, G. P., Leis, J. M., et al. 2009. Management under uncertainty: guide-lines for incorporating connectivity into the protection of coral reefs. *Coral Reefs*, 28: 353–366.

McLeod, E., Salm, R., Green, A., and Almany, J. 2008. Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7: 362–370.

Moberg, F., and Folke, C. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics*, 29: 215–233.

Moffat, D., Ngoile, M., Linden, O., and Francis, J. 1998. The reality of the stomach: coastal management at the local level in Eastern Africa. *Ambio*, 27: 590–598.

Mora, C., Treml, E. A., Roberts, J., Crosby, K., Roy, D., and Tittensor, D. P. 2012. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography*, 35: 89–96.

Mouillot, D., Culioli, J. M., Pelletier, D., and Tomasini, J. A. 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation*, 141: 1569–1580.

National Research Council. 2001. *Marine Protected Areas Tools for Sustaining Ocean Ecosystems*. National Academy Press, Washington, D.C.

Obura, D., Church, J., Daniels, C., Kalombo, H., Shleyer, M., and Suleiman, M. 2004. Status of coral reefs in East Africa 2004: Kenya, Tanzania, Mozambique and South Africa.

Planes, S., Jones, G. P., and Thorrold, S. R. 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106: 5693–5697.

Pujolar, J. M., Schiavina, M., Di Franco, A., Melià, P., Guidetti, P., Gatto, M., De Leo, G. A., et al. 2013. Understanding the effectiveness of marine protected areas using genetic connectivity patterns and Lagrangian simulations. *Diversity and Distributions*, 19: 1531–1542.

Roberts, C. M. 1997. Connectivity and Management of Caribbean Coral Reefs. *Science*, 278: 1454–1457.

Roberts, C. M., Hawkins, J. P., Fletcher, J., Hands, S., Raab, K., Ward, S. 2010a. Guidance on the size and spacing of marine protected areas in England. University of York, York: Environment Department.

Roberts, J. J., Best, B. D., Dunn, D. C., Treml, E. A., and Halpin, P. N. 2010b. Marine Geospatial Ecology Tools: An integrated framework for ecological geoprocessing with ArcGIS, Python, R, MATLAB, and C++. *Environmental Modelling & Software*, 25: 1197–1207.

Rocliffe, S., Peabody, S., Samoilys, M., and Hawkins, J. P. 2014. Towards A Network of Locally Managed Marine Areas (LMMAs) in the Western Indian Ocean. *PloS one*, 9: e103000.

Rossiter, J. S., and Levine, A. 2014. What makes a ‘successful’ marine protected area? The unique context of Hawaii’s fish replenishment areas. *Marine Policy*, 44: 196–203.

Russ, G. R., Alcala, A. C., Maypa, A. P., Calumpong, H. P., and White, A. T. 2004. Marine reserve benefits local fisheries. *Ecological Applications*, 14: 597–606.

Sale, P. F., Cowen, R. K., Danilowicz, B. S., Jones, G. P., Kritzer, J. P., Lindeman, K. C., Planes, S., et al. 2005. Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. *Trends in ecology & evolution*, 20: 74–80.

Salm, R. V., & Coles, S. L. (Eds.). 2001. Coral bleaching and marine protected areas. Proceedings of the workshop on mitigating coral bleaching impact through MPA design.

Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, 29–31 May,. Honolulu, Hawaii: The Nature Conservancy. Asia Pacific Coastal Marine Program Report #0102.

Schultz, E. T., and Cowen, R. K. 1994. Recruitment of coral reef fishes to Bermuda: Local retention or long-distance transport? *Marine Ecology Progress Series*, 109: 15–28.

Spalding, M.D., Meliane, I., Milam, A., Fitzgerald, C., and Hale, L.Z. 2013. Protecting Marine Spaces: global targets and changing approaches. *Ocean Yearbook*, 27. Leiden: Dalhousie University. pp. 213-248.

Srinivasan, U. T., Watson, R., and Rashid Sumaila, U. 2012. Global fisheries losses at the exclusive economic zone level, 1950 to present. *Marine Policy*, 36: 544–549.

Tessema, Y., Salm, R.V., Kenya Wildlife Service., IUCN Eastern Africa Programme., IUCN East Africa Regional Office. 1998. Partnership for conservation: report of the Regional Workshop on Marine Protected Areas, Tourism, and Communities, Diani Beach, Kenya, 11-13 May, 1998. IUCN Eastern Africa Regional Office, Nairobi, Kenya.

Tomczak, M., and Godfrey, J. S. 1994. Regional oceanography: an introduction. Pergamon, Oxford, England ; New York. 422 pp.

Toropova, C., Meliane, I., Laffoley, D., Matthews, E., and Spalding, M. 2010. Global ocean protection present status and future possibilities. Brest, France: Agence des aires marines protégées, Gland, Switzerland, Washington, DC and New York, USA: IUCN WCPA, Cambridge, UK : UNEP-WCMC, Arlington, USA: TNC, Tokyo, Japan: UNU, New York, USA: WCS. 96 pp. <http://data.iucn.org/dbtw-wpd/edocs/2010-053.pdf> (Accessed 30 September 2014).

Treml, E. A., Roberts, J. J., Chao, Y., Halpin, P. N., Possingham, H. P., and Riginos, C. 2012. Reproductive Output and Duration of the Pelagic Larval Stage Determine Seascape-Wide Connectivity of Marine Populations. *Integrative and Comparative Biology*, 52: 525–537.

Treml, E. A., Halpin, P. N., Urban, D. L., and Pratson, L. F. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology*, 23: 19–36.

Victor, B. C. 1987. Growth, dispersal, and identification of planktonic labrid and pomacentrid reef-fish larvae in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology*, 95: 145–152.

Wessel, P., and Smith, W. H. 1996. A global, self-consistent, hierarchical, high-resolution shoreline database. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* (1978–2012), 101: 8741–8743.

Wilkinson, C. 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.

Wilson, S. K., Adjeroud, M., Bellwood, D. R., Berumen, M. L., Booth, D., Bozec, Y.-M., Chabanet, P., et al. 2010. Crucial knowledge gaps in current understanding of climate change impacts on coral reef fishes. *Journal of Experimental Biology*, 213: 894–900.

WWF. 2004a. Eastern African Marine Ecoregion Programme. Eastern African Marine Ecoregion Conservation Plan (2005-2009). WWF Dar es Salaam, Tanzania. 62pp.

WWF. 2004b. Eastern African Marine Ecoregion. Towards the Establishment of an Ecologically Representative Network of Marine Protected Areas in Kenya, Tanzania and Mozambique. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 74pp.

WWF. 2004c. Eastern African Marine Ecoregion. The Eastern African Marine Ecoregion Vision: A large scale conservation approach to the management of biodiversity. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 53pp.

WWF. 2004d. Eastern African Marine Ecoregion, Biodiversity Conservation Strategic Framework 2005-2025. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 54pp.

5 Evaluation de la connectivité en Méditerranée

Les connectivités entre les populations marines ont été caractérisées en Mer Méditerranée et au sein du réseau d'AMP, à l'aide d'un modèle de dispersion larvaire.

Ce travail a donné lieu à une publication intitulée « *A model-based assessment of fish larvae dispersal in the Mediterranean Sea: implications for local management and regional cooperation* », soumise au journal Marine Policy, et présentée dans le chapitre 5.4.

5.1 Méthodes

Cette étude concerne les espèces de poissons vivants sur substrat rocheux. Cet habitat très diversifié abrite des espèces de poissons qui ont une forte importance socio-économique et écologique tels que les labridés, les sparidés ou encore les serranidés comme *Epinephelus marginatus*, qui est l'espèce la plus emblématique de la mer Méditerranée.

Pour la plupart de ces espèces, la reproduction a lieu durant la période estivale. La DVL a été fixée à 30 jours dans le modèle MGET, ce qui correspond à la DVL moyenne estimée pour ces espèces (Macpherson & Raventos, 2006). Les larves ont été relâchées sur tout le pourtour méditerranéen, tous les 30 km, le premier jour de chaque mois sur la période estivale (de juin à septembre) entre 2005 et 2010. Les matrices de connectivité mensuelles obtenues ont été moyennées, afin d'obtenir une matrice de connectivité moyenne globale sur la période d'étude. Nous avons distingué les sites « protégés » (se trouvant dans le périmètre d'une AMP) et « non protégés », et étudié les connexions entre ces sites : 1) entre AMP, 2) des AMP vers la côte (avec ou sans statut de protection), 3) de la côte vers les AMP, et 4) de la côte vers la côte.

Pour étudier la connectivité au sein du réseau d'AMP, nous avons considéré exclusivement les AMP de catégorie IUCN II (parc national) et IV (zone de gestion des espèces/habitats), en raison de leur statut de protection pour la faune marine.

La matrice de connectivité moyenne globale sur la période d'étude a été exploitée afin de générer des segments spatiaux ou des matrices de migration entre les sites.

5.1.1.1 Segments spatiaux

Les matrices de connectivités ont été représentées sous formes de segments spatiaux (logiciel ArcGIS 10.2.2), reliant les paires de sites connectées. Ces segments informent sur la concentration, la distance et la direction du flux larvaire. Nous avons également déterminé le niveau de connectivité globale de la région à partir de la connectance, qui est le ratio entre les connexions réalisées sur les connexions possibles. Les résultats sont présentés à l'échelle du bassin méditerranéen mais également par pays.

5.1.1.2 Matrices de migration

Les matrices de connectivité mensuelles obtenues ont également été moyennées afin d'obtenir une matrice de connectivité moyenne globale sur la période estivale entre 2005 et 2010. Cette dernière a permis de produire, à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2012), des matrices de migration d'import et d'export de larves. Les résultats sont présentés par pays. Ils prennent en compte la production de larves par les sites « protégés » et les sites « non protégés ».

5.2 Résultats principaux

5.2.1 Connexions entre AMP

L'analyse de connectivité entre AMP montre une connectance entre paires de sites de 6,8 % (rapport entre les connexions réalisées sur les connexions possibles), dont 4,7% dans le bassin occidental, 1,8 % dans le bassin oriental et le 0,3 % entre les deux bassins. La distance médiane des connexions réalisées est d'environ 200 km.

Les résultats mettent en évidence deux zones distinctes (Figure 19): le bassin occidental et le bassin oriental. Le bassin occidental est plus fortement interconnecté que le bassin oriental. Ainsi, il existe des connexions entre les AMP d'Espagne, France, Italie, Malte, Tunisie, Algérie et Maroc. Ces dernières pourraient être reliées sur plusieurs générations aux AMP de la mer Adriatique, via la Sicile puis Malte.

Dans la partie orientale, il existe des échanges entre les AMP de Grèce et de Turquie, de Chypre et de Turquie et entre la Syrie, le Liban, Israël et la Turquie. Les échanges entre les AMP de la mer Egée (Grèce, Turquie) semblent être inexistantes. Les AMP d'Egypte et de

Tunisie semblent également isolées. La séparation en deux zones dans la mer Méditerranée reflète ainsi le faible nombre d'AMP du bassin oriental.

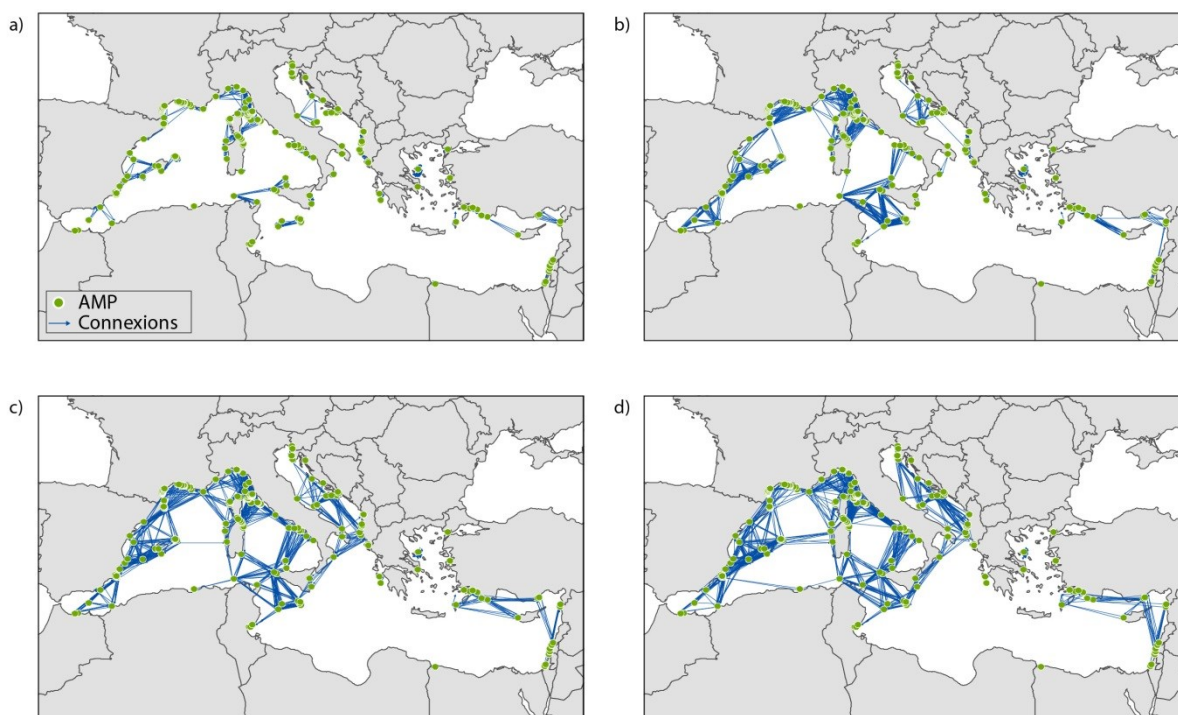


Figure 19 : Connexions entre les AMP de la Méditerranée. Les valeurs sont classées par quartiles, de la plus forte à la plus faible connectivité. Le premier quartile (a) correspond à des connexions à « haut débit » alors que le dernier quartile (d) correspond à des connexions à « bas débit »

5.2.2 Connexions entre les AMP et la côte

En ce qui concerne les connexions depuis les AMP vers la côte (avec ou sans statut de protection) ou depuis la côte vers les AMP, la connectance entre paires de sites est de 3.7 %, et la distance médiane des connexions réalisées est d'environ 187 km.

L'analyse de connectivité montre de nouveau que le nombre de connexions dans le bassin occidental est plus important que dans le bassin oriental. De plus, comme cela a été mis en évidence précédemment, les échanges entre la mer Adriatique et le bassin occidental se font via la Sicile puis Malte.

5.2.3 Connexions côtières

L'analyse des connexions entre paires de sites (avec ou sans statut de protection) montre une connectance d'environ 3 %, et une distance médiane des connexions réalisées d'environ 187 km.

Les matrices de migrations d'imports et d'exports, résumés par pays, mettent en évidence des échanges transnationaux. Néanmoins, la connectivité nationale, c'est-à-dire les échanges entre les sites d'un même pays, reste largement dominante du fait de la proximité entre les sites. L'auto-recrutement est ainsi compris entre 50 % (Liban) et 98 % (Grèce, Lybie) (Figure 20a). L'arrivée d'autres larves, issues d'allo-recrutement, provient des pays les plus proches voisins. Par exemple au Maroc, 71 % des larves sont issues d'auto-recrutement et 29 % arrivent d'Espagne. La matrice d'exports (Figure 20b) met en évidence les contributions entre les pays. Dans l'ensemble, la majorité des larves restent dans leur pays d'origine, comme indiqué par la diagonale de la matrice. La rétention locale des larves, c'est-à-dire la fraction des larves produites localement qui restent dans leur pays d'origine, est comprise entre 57 % (Syrie) et 98 % (Grèce et Egypte). La plupart des exports de larves se fait vers les pays voisins.

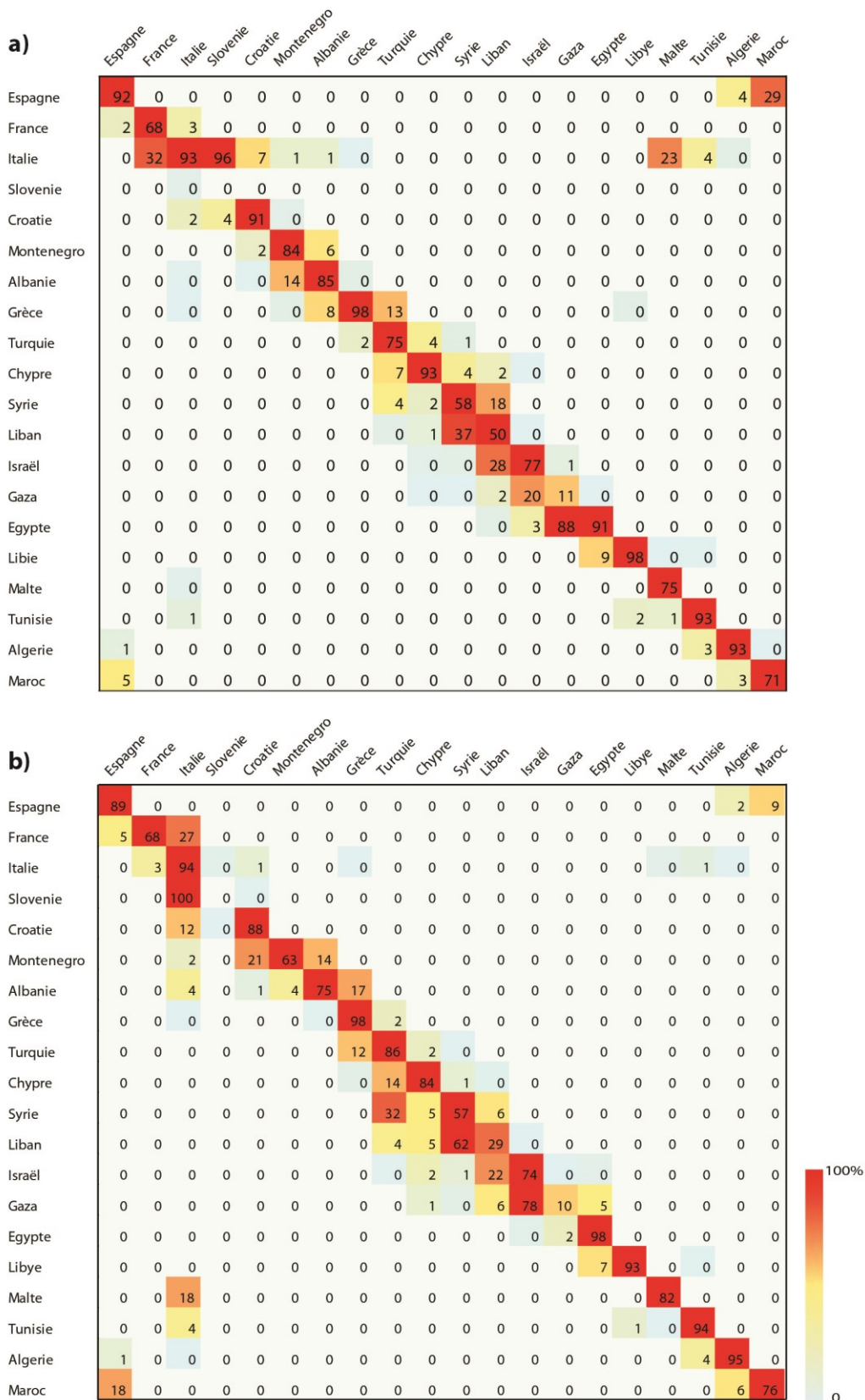


Figure 20 : Connexions entre pays de la Méditerranée. Les valeurs sont représentées en pourcentage. a) : imports de larves ; b) exports de larves

5.3 Discussion

La connaissance de la connectivité larvaire entre les AMP est un des critères essentiels d'évaluation d'un réseau d'AMP. En effet, la résilience de ce réseau dépend du taux de connectivité entre les AMP. Faiblement connecté, ce réseau risque d'être insuffisamment résilient pour faire face à des pressions locales ou des catastrophes via la recolonisation larvaire par d'autres sites.

L'analyse de la connectivité a permis d'évaluer les patrons de dispersion des larves en Méditerranée, en termes de distance, connectance et direction du flux larvaire. Les distances médianes de dispersion estimées par le modèle sont comprises entre 164 et 188 km. Ces valeurs sont en accord avec celles obtenues par Palumbi (2003) et Hogan (2012), qui à travers des études de génétique des populations, mettent en évidence des distances de dispersion larvaires de 200 km.

La connectance est globalement faible. Il existe entre 3,6 % et 6,8 % des connexions réalisées sur toutes les connexions possibles avec des AMP, ce qui est en accord avec les résultats d'études antérieures (Andrello et al., 2013). Cette connectance est plus importante dans le bassin occidental que le bassin oriental, ce qui pourrait s'expliquer par un réseau plus dense dans le bassin occidental. Compte tenu des résultats de l'étude de connectivité, une densification du réseau d'AMP, en particulier dans le bassin oriental, est recommandée pour assurer la résilience du réseau et ainsi affronter les pressions anthropiques ou climatiques. Ceci est en adéquation avec le Plan stratégique pour la biodiversité adoptée par la Convention sur la Diversité Biologique (COP10 ; www.cbd.int/cop10), qui préconise la protection d'au moins 10 % des zones côtières et marines d'ici 2020. Des AMP pourraient être mises en place dans les pays où les échanges sont forts tels la Slovénie, l'Italie, la bande de Gaza, l'Egypte, Israël, le Liban ou encore la Syrie.

L'analyse de la connectivité a également permis d'évaluer la direction du flux larvaire le long des côtes. Par exemple, la connectivité entre les AMP italiennes se fait depuis la mer Adriatique vers la mer Ligurienne. Ce type d'information est important pour adapter la gestion des AMP et guider la mise en place de nouvelles AMP en fonction de leur rôle en termes de connectivité, c'est à dire s'il s'agit d'une AMP « émettrice » ou « réceptrice » de larves. L'analyse détaillée de ces flux peut être réalisée pour chaque écorégion en Méditerranée à partir de cette étude de connectivité. De plus, malgré un taux de

connectivité national (au sein d'un même pays) élevé révélé par l'analyse des matrices de migration, certains pays contribuent d'avantage que d'autres aux échanges larvaires.

5.4 A model-based assessment of fish larvae dispersal in the Mediterranean Sea: implications for local management and regional cooperation (Crochelet et al., 2015b ; soumis à Marine Policy)

Title

A model-based assessment of fish larvae dispersal in the Mediterranean Sea: implications for local management and regional cooperation

Authors

E. Crochelet ^{1, 2, *}, Marco Andrello ³, Erwann Lagabriele ^{2, 4, 5}

Affiliations

¹ UR 227 CoRéUs, Institut de Recherche pour le Développement, Sainte Clotilde, Réunion.

² UMR 228 ESPACE-DEV, Institut de Recherche pour le Développement, Sainte Clotilde, Réunion.

³ CEFE UMR 5175, CNRS - Université de Montpellier - Université Paul-Valéry Montpellier – EPHE, laboratoire Biogéographie et écologie des vertébrés, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France.

⁴ UMR 228 ESPACE-DEV, Université de La Réunion, Sainte Clotilde, Réunion.

⁵ Nelson Mandela Metropolitan University, Botany Department, George, South Africa.

Corresponding author

Estelle Crochelet

Tel.: +262 (0)2 62 29 99 02; Fax: +262 (0)2 62 48 33 53

E-mail address: estelle.crochelet@ird.fr

Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Parc Technologique Universitaire, 2 rue Joseph Wetzell, CS 41 095, 97495 Sainte Clotilde Cedex, La Réunion.

Abstract

Integrating ecological connectivity into marine ecosystem management and planning is important, especially in a global context of severe fish stocks depletion and growing habitat

degradation due to the combined impacts of human activities and climate change. In this study, we used a dispersal simulation model to assess fish larval connectivity in the Mediterranean Sea and across the current MPA system. We assessed connectivity i) from MPA to MPA, ii) from MPA to Coast (including MPAs), iii) from Coast to MPA and iv) from Coast to Coast. The mean distance among connected sites was about 200 km and connectance (proportion of connected sites out of the total) among MPAs was about 6.8 %. The simulations confirmed that the western basin is better connected than the eastern basin. New MPAs should then be implemented in the Eastern Mediterranean Sea to serve as connectivity stepstones in the MPA system. We also studied connectivity patterns on a country basis. We identified isolated MPAs in Tunisia, Libya and Egypt. While the majority of larvae settled back in the country they originated, we also observed strong connections between close countries (with or without a common boundary). Such connections occurred across the Mediterranean Sea from North to South or from South to North. This has implications for transboundary marine policies and regional cooperation.

Keywords

Mediterranean Sea, Connectivity, Conservation, Marine Protected Area, Fishery management, Larval duration, Remote sensing

1. Introduction

Coastal marine ecosystems are fundamentally altered by fish stock depletion (Srinivasan, 2012) due to the combined impacts of human activities and climate change (Hughes et al., 2003). More than 25% of the world's fishery populations are believed overexploited or depleted, and 40% are heavily to fully exploited. Some marine organisms have even been driven extinct by human activities, while others remain close to extinction (Dayton et al., 2000). Environmental tools such as marine protected areas (MPAs) have been created to protect biodiversity and sustain fisheries as well as to restore damaged ecosystems and rebuild overexploited stocks (Russ et al., 2004; Mouillot et al., 2008; Guidetti 2008).

Their effectiveness for population persistence relies mainly on connectivity through its effects on population dynamics and genetics (García-Charton et al., 2008; Botsford et al., 2009). Performance of MPAs is likely the best for local sessile and territorial organisms

(Gerber et al., 2005; Grüss et al., 2011). For those species, connections between local populations are preserved through larval dispersal only. Thus connectivity between MPAs depends on the patterns and strength of larval dispersal. Connectivity also determines the success of MPAs as a tool in marine ecosystem management to protect biodiversity and improve fish supply beyond their boundaries.

Maintaining the health of spawning stocks should thus be an international priority. As suggested by Kough et al., (2013), one strategy would be to assign each nation “larval credits” based on regional larval export production, similar to the trade of “carbon credits” outlined in article 6 of the Kyoto protocol (United Nations, 1998). Indeed, marine populations are often linked across geopolitical boundaries by larval connectivity and should be managed accordingly. Mazar et al. (2013) examine how collaboration between countries of the Mediterranean Sea affects conservation plans when costs and threats are considered, and discovered that to reach the same conservation targets, a plan where all the countries of the Mediterranean Sea collaborate can save over two-thirds of the cost of a plan where each country acts independently.

The Mediterranean sea is home to 4-18% of the global marine biodiversity (Coll et al., 2010) while marine ecosystems experience unprecedented levels of threats (Coll et al., 2012) and are in urgent need of protection. The population living in coastal fringes now stands at 460 million people (approximately 7% of the world population) of which 150 million live on the coast itself. In 2007, the Mediterranean countries welcomed 275 million international tourists, about 30% of the world’s population. MPAs are regarded as a very effective tool to protect biodiversity and sustain fisheries in the Mediterranean and have already produced positive effects on fish biodiversity (Claudet et al., 2008; Sala et al., 2012).

Connectivity patterns between Mediterranean MPAs and their ability to provide recruitment benefits beyond their boundaries are still being investigated (Planes, 2005; Basterretxea et al., 2012; Di Franco et al., 2012; Pujolar et al., 2013). The majority of these studies are based on local biomass measurements, genetics or otolith analysis. These methods have different spatial and temporal scales of applicability. Indeed, their feasibility is limited across large regions (intensive sampling, relatively costly). This thus justifies the numerical transport model choice for extensive regions studies as already performed by Andrello et al. (2013)

and Rossi et al. (2014). It offers the possibility to track virtual individuals over long spatial and temporal scales; nevertheless it requires knowledge on biophysical parameters and validation with empirical data. As there are few datasets available on larval life-history traits for model calibration, we used a simple numerical dispersal model (passive transport) whose parameters are the same for the whole study area (Mediterranean Sea).

This paper aims to provide an assessment of larval dispersal patterns in the Mediterranean Sea, in terms of dispersal distance, connectivity level (connectance) and larval flow direction (import and export). In a first section we present the connectivity modeling hypotheses, methods, data and settings. Quantitative results are presented through maps and matrixes depicting connectivity metrics measured among coastal sites (including MPAs), and across national maritime jurisdictions.

2. Material and methods

2.1 Study area

The Mediterranean Sea covers an approximate area of 2.5 million km² (Figure 1). It is connected to the Atlantic Ocean by the Strait of Gibraltar in the West and to the Sea of Marmara and the Black Sea. It is also connected to the Red Sea in the Southeast by the man-made Suez Canal.

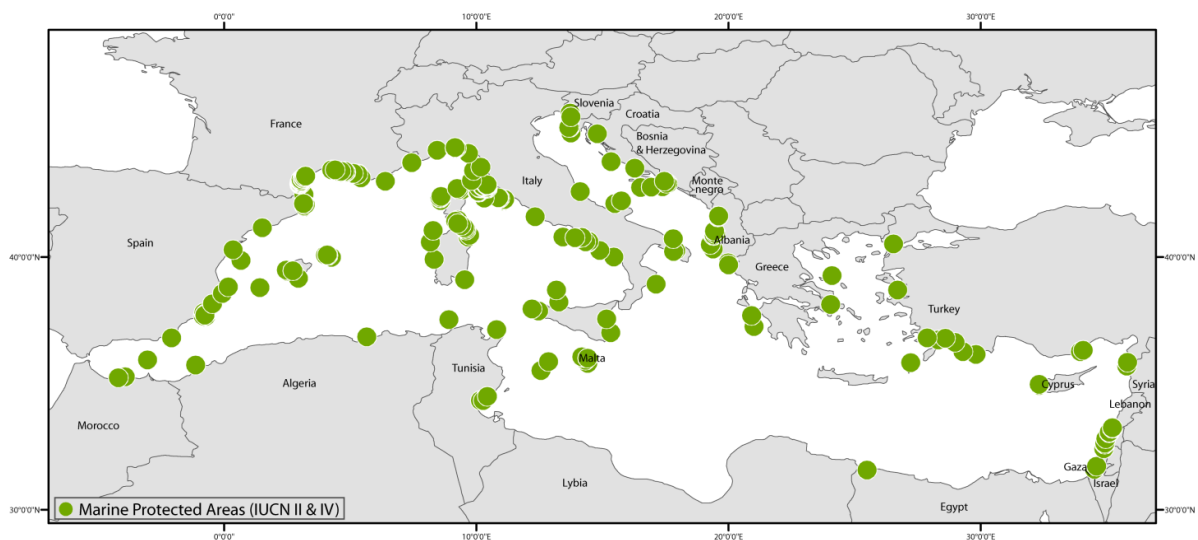


Figure 1: IUCN Category II and IV Marine Protected Areas in the Mediterranean Sea (from MedPAN MAPAMED database, <http://www.medpan.org/>)

The averaged depth is about 1 500 meters and the deepest recorded point is 5 267 meters in the Calypso Deep in the Ionian Sea. A shallow submarine ridge (the Strait of Sicily) between the island of Sicily and the coast of Tunisia divides the sea in two main subregions, the Western Mediterranean (0.85 million km²) and the Eastern Mediterranean (1.65 million km²).

The annual mean sea surface temperature shows a high seasonality and gradients from west to east and north to south (Hopkins, 1985). The biological production decreases from north to south and west to east; it is inversely related to the increase in temperature and salinity (Danovaro et al., 1999). The general surface circulation in the Mediterranean Sea is quite complex and have been previously described in detail (Hopkins, 1985, Pinardi et al., 2006). Gyres resulting from currents can extent to hundreds of kilometers and last several months to years (Millot & Taupier-Letage, 2005).

2.2 Mediterranean MPA network

1.08% of the surface of the Mediterranean is under legal protection and 8.22% in the 12-mile zone. The inventory of Mediterranean MPAs by MedPAN (Gabri  et al., 2012) identifies 677 MPAs totalizing about 7% of the total number of world's MPA: 161 have a national status, 9 an international status only and 507 are Natura 2000 sites at sea. Furthermore 55 MPAs are being planned. 96% of MPAs are located in the northern basin (83% without Natura 2000).

Our study focuses on IUCN Category II (n=55) and IV MPAs (n = 69). Category II MPAs in the Mediterranean Sea are almost exclusively national parks. They are large natural or near natural areas set aside to protect natural biodiversity along with its underlying ecological structure and supporting environmental processes. Category IV MPAs aim to protect particular species or habitats and management reflects this priority.

2.3 Hydrodynamic connectivity modeling

To model larval connectivity between sites in the Mediterranean Sea, we used the modeling framework of Treml et al., (2008), implemented by the Coral Reef Connectivity Simulation tool in the Marine Geospatial Ecology Tools (MGET) software (Roberts et al., 2010). This framework uses a two-dimensional Eulerian advection–diffusion algorithm to simulate the

transport of particles by dynamic ocean currents and turbulent diffusion. Larvae are treated as a dye concentrated initially at natal rocky reefs and spread by advection and diffusion as the simulation progresses. The output of the simulation is a matrix that specifies, for each pair of source and destination site, the peak concentration of larvae released by the source site that reached the destination site.

We chose to focus our study on summer spawning rocky reef species. This highly diverse marine habitat (Sala et al., 2012) hosts fish species of socio-economic and ecological relevance such as Labridae, Sparidae (*Sarpa salpa*) or Serranidae as *Epinephelus marginatus* for the most emblematic specie of the Mediterranean Sea. For most of those species, the reproduction normally takes place during the summer months. The pelagic larval duration was set to 30 days in the model, reflecting the estimated mean duration of the larval stage of those species (Macpherson & Raventos, 2006). To simulate the transport, we used daily-averaged surface geostrophic current velocities downloaded from AVISO (<http://www.aviso.oceanobs.com/>) at 1/8° resolution from 2005 thorough 2010. Data were projected into the World Mercator coordinate system with the WGS84 datum.

We released larvae from 1198 sites spaced 30 km apart distributed along the shoreline. Shoreline data were extracted from the Global Self-consistent, Hierarchical, High-resolution Shoreline database (Wessel & Smith, 1996).

Finally, we parameterized and executed the MGET tool with a larval release time on the first day of each summer month (June to September) during the study period (2005 to 2010). The initial density of larvae spawned from sites was set to 10 000 larvae per km² (default value), as our goal was to model whether a connection was made between sink/source sites.

Monthly connectivity matrices from 2005 to 2010 were averaged as a seasonal climatology. We thus obtained one averaged connectivity matrix over the study period. This gives the exchanges between all the designated source and sink sites along the Mediterranean coastline.

Sites were then separated into 'protected sites' (falling within the perimeter of a MPA) and 'unprotected sites'. We distinguished four connection categories: (i) among protected sites, (ii) from protected sites to all sites (larval export), (iii) from all sites to protected sites and (iv) among all sites.

Spatial edges between sink/source sites are derived from the global matrix and mapped as segments linking connected pair of sites. They contain data on (i) the peak concentration of larvae, (ii) the length of the segment, (iii) the direction of the flow. We also determined the level of overall connectivity of the region (connectance) as the ratio of realized connections over all possible connections. Results are summarized over the Mediterranean Sea and also per country.

3. Results

Next figures present spatial edges between sink/source sites. The importance of flow is classified by quartiles, from the highest to the lowest connectivity. The first quartile corresponds to "strong connection" (there are few but strong) while the last one corresponds to "weak connections" (there are many but slight).

The average nearest distance between MPAs belonging to IUCN categories II and IV is 26.6 km (sd = 56.26 km; min = 0.09 ; max = 3631.5 km). This assessment is based upon geographic distribution data available for 113 out of 124 MPAs. 59.9% of MPAs are distant of less than 25 km, 6.9% are between 25 km and 50 km apart, and 9.5% are 50 km to 150 km apart, while 2.6% are distant by over 150 km from one another (with a maximum distance of 498.6 km).

3.1 MPA to MPA connections

MPA to MPA connectivity analysis (Figure 2) shows that the connectance is 6.81% between pairs of sites (ratio between realized connections and potential connections): 4.7 % is in the occidental basin, 1.8 % is in the oriental basin and the remaining 0.31% is between basins. The median distance of these realized connections is 163.86 km (interquartile distance: 187.38).

The results highlight two distinct areas: the Western basin is more strongly connected than the Eastern basin. Thus there are connections between MPAs of Spain, France, Italy, Malta, Tunisia, Algeria and Morocco. This whole region can be connected with Adriatic MPAs over several generations. Indeed, there are multi-step connections from the Adriatic Sea to the Western basin through Sicily then Malta.

In the eastern part, there are exchanges between MPAs of Greece and Turkey, Cyprus and Turkey and between Syria, Lebanon, Israel and Turkey. Exchanges between the MPAs in the

Aegean Sea (Greece, Turkey) appear to be nonexistent. MPAs in Egypt and Tunisia seem to be isolated. The separation into two zones in the Mediterranean Sea reflects the lower number of MPAs of the Eastern basin.

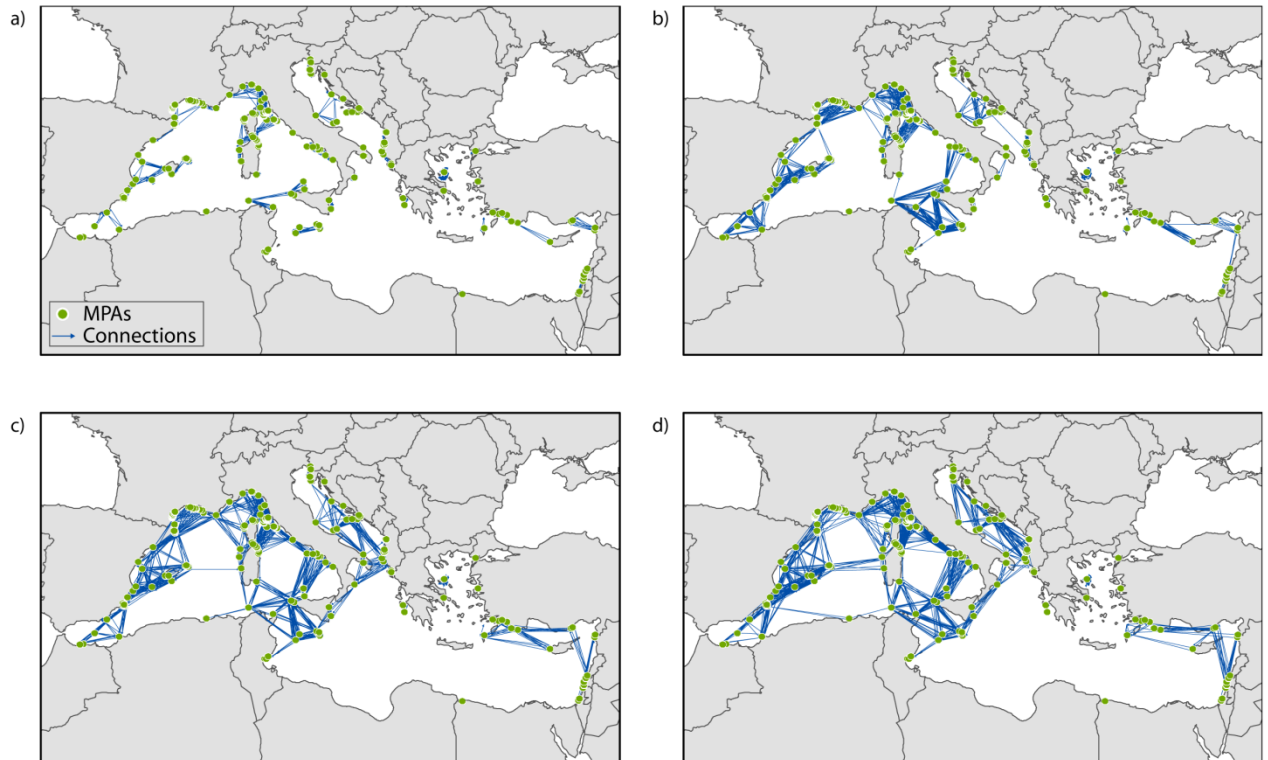


Figure 2: Connections between MPA. The connectivity rate is classified by quartiles based on connection flow: a) very strong flow, b) strong flow, c) weak flow, d) very weak flow.

3.2 MPA to coast connections

MPA to coast (including MPA) connectivity analysis (Figure 3) shows that the connectance is 3.70% between pairs of sites. The median distance of these realized connections is 188.35 km (interquartile distance: 187.66). Connections number in the western basin is high. There are connections between the western basin MPAs with each country of this area, except for Libya because it does not host any MPA. Nevertheless, Libya is a destination for larvae coming from Italian islands or Malta. The connection network from MPA to the coastline in the Adriatic Sea is also very dense. As described previously, connections between the Adriatic Sea and the Western basin pass through Sicily then Malta. Greek MPAs supply Albanian coastline sites in its Ionian Sea side, and much of the Greek islands in the Aegean Sea. Greek islands are also destination for larvae coming from Egypt, Cyprus, Turkey and Syria. Finally, there are connections from Egyptian MPAs to Crete. This analysis shows the

same separation between Western and Eastern basin probably linked with the weak cover of the MPA network in the eastern part.

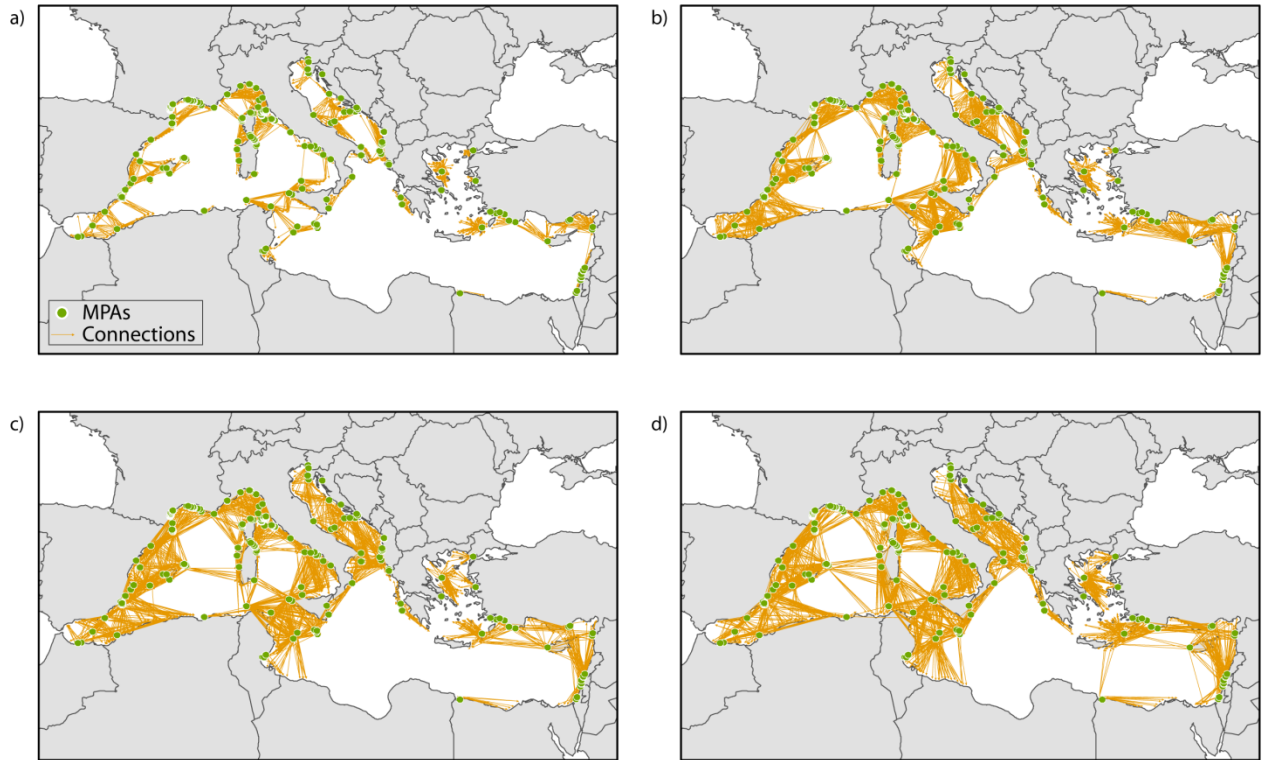


Figure 3: Connections from MPA to coast. The connectivity rate is classified by quartiles based on connection flow: a) very strong flow, b) strong flow, c) weak flow, d) very weak flow.

3.3 Coast to MPA connections

Coast (including MPA) to MPA connectivity analysis (Figure 4) shows that the connectance is 3.64% between pairs of sites. The median distance of these realized connections is 186.78 km (interquartile distance: 184.59). As the two previous analyses, results show a separation between the Western and Eastern basin. Each country of the Western basin (Spain, France, Italy, Malta, Tunisia, Algeria, Morocco) supply neighbors MPAs. Lybia is also part of this process but in a marginal way. In the Adriatic Sea, every country participates in the local supply of MPAs, with an additional contribution from Greece in the Ionian Sea side. In the Aegean Sea, MPAs receive larvae from Greece, Turkey and Cyprus. There are many bilateral exchanges in the eastern Mediterranean basin between Cyprus, Syria, Lebanon, Israel and Egypt. The Egyptian coastlines supply the MPAs of Cyprus and Israel. Israel supplies the Lebanese MPAs; Lebanon is a source for Syrian MPAs, Syria is a source for Turkish MPAs.

Cyprus disperse larvae in the surrounding areas towards the MPAs of Israel, Lebanon, Syria, Turkey and the Greek Islands. Egyptian MPAs are supplied by the coasts of Crete and Lybia. Libyan coasts supply Maltese and Egyptian MPAs, but not Tunisian MPAs. This phenomenon is one more time due to a low number of MPAs in this area.

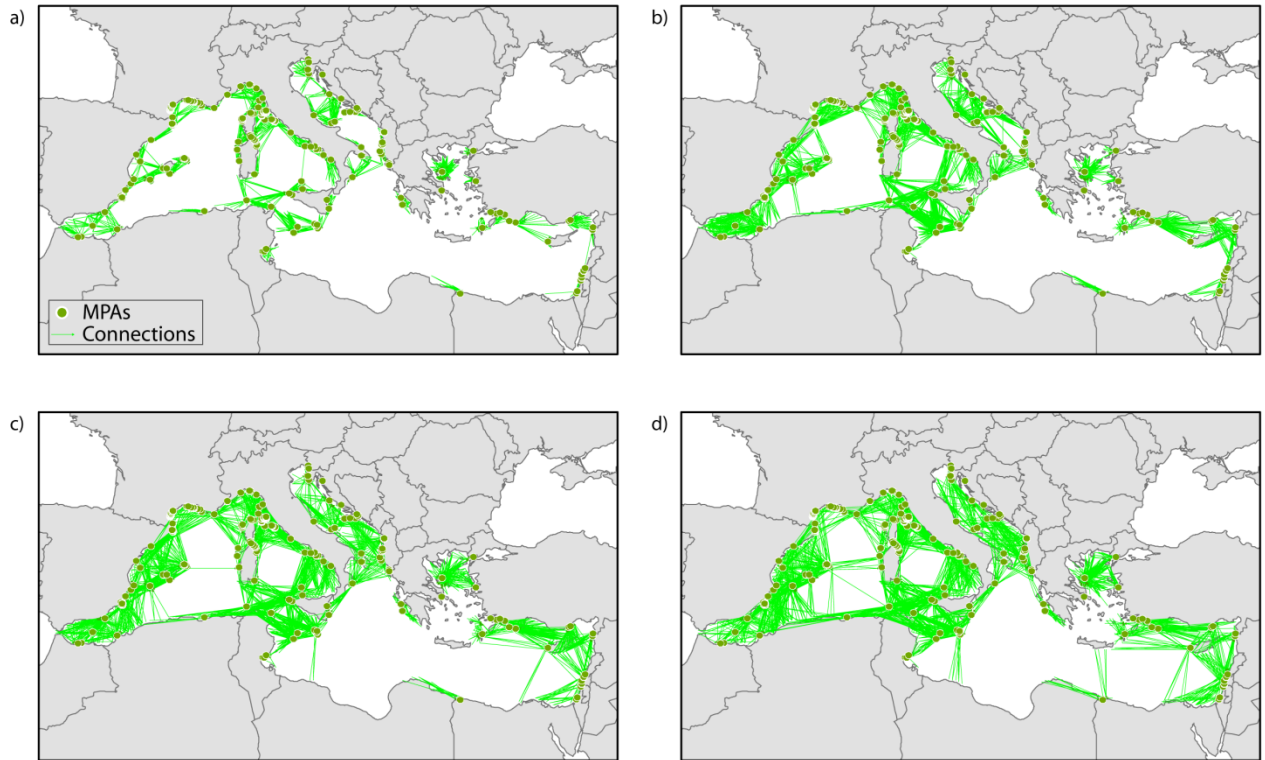


Figure 4: Connections from coast to MPA. The connectivity rate is classified by quartiles based on connection flow: a) very strong flow, b) strong flow, c) weak flow, d) very weak flow.

3.4 Coast to coast connections

The last axis of this study presents connectivity from coast to coast. This analysis (Figure 5) shows that the connectance is 2.97% between pairs of sites. The median distance of these realized connections is 186.58 km (interquartile distance: 176.72).

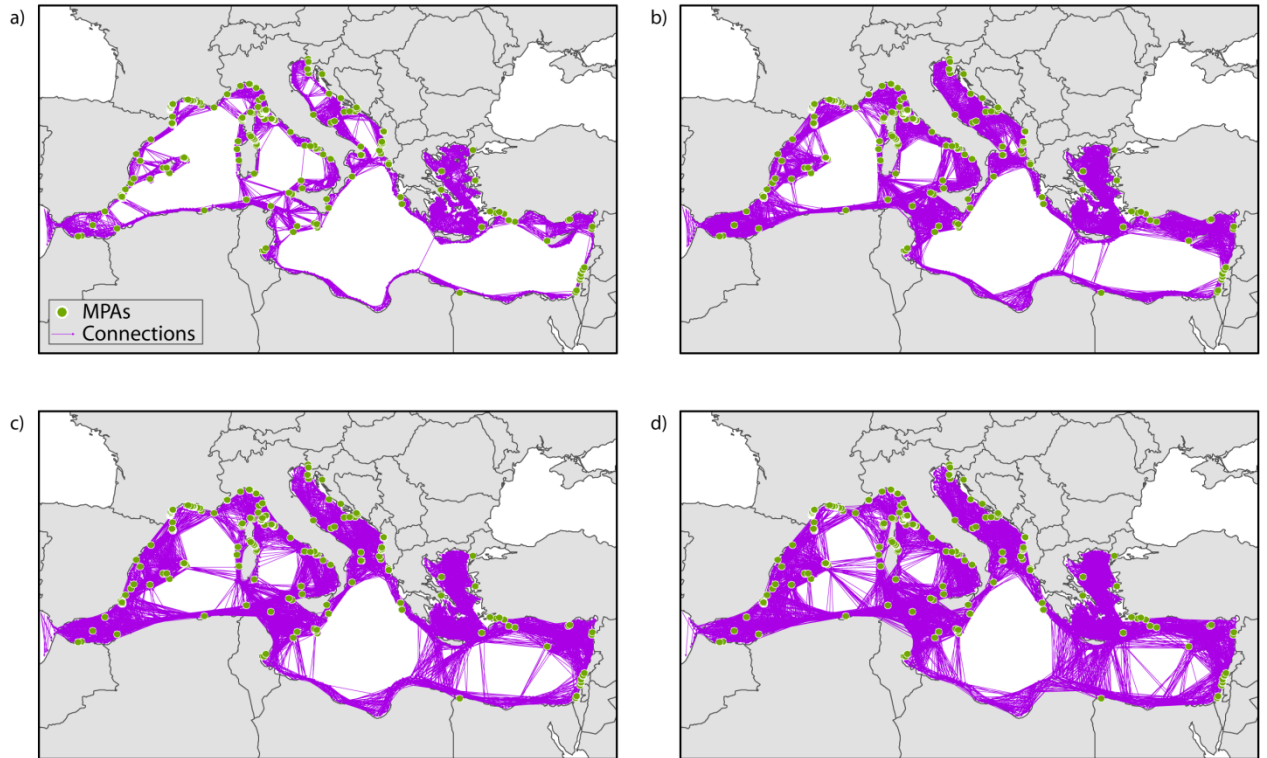


Figure 5: Connections from coast to coast. The connectivity rate is classified by quartiles based on connection flow: a) very strong flow, b) strong flow c) weak flow, d) very weak flow.

The figure 5 shows quite coarse results but allow visualizing the way that connections are made. Results are then presented through two migration matrices between countries (Figure 6).

Figure 6,a represents the proportion of settlers arriving to site j (column) that came from site i (row). It therefore shows the percentage of recruitment coming from different countries and the column sum is 100. Figure 6,b shows the proportion of larvae leaving site i (row) that recruits in site j (column). It therefore represents the proportion of larvae exported to each country and the row sum is 100. These matrices were constructed using the dispersal probabilities of the “coast to coast” simulations, thus they take into account the production of larvae by protected and unprotected areas.

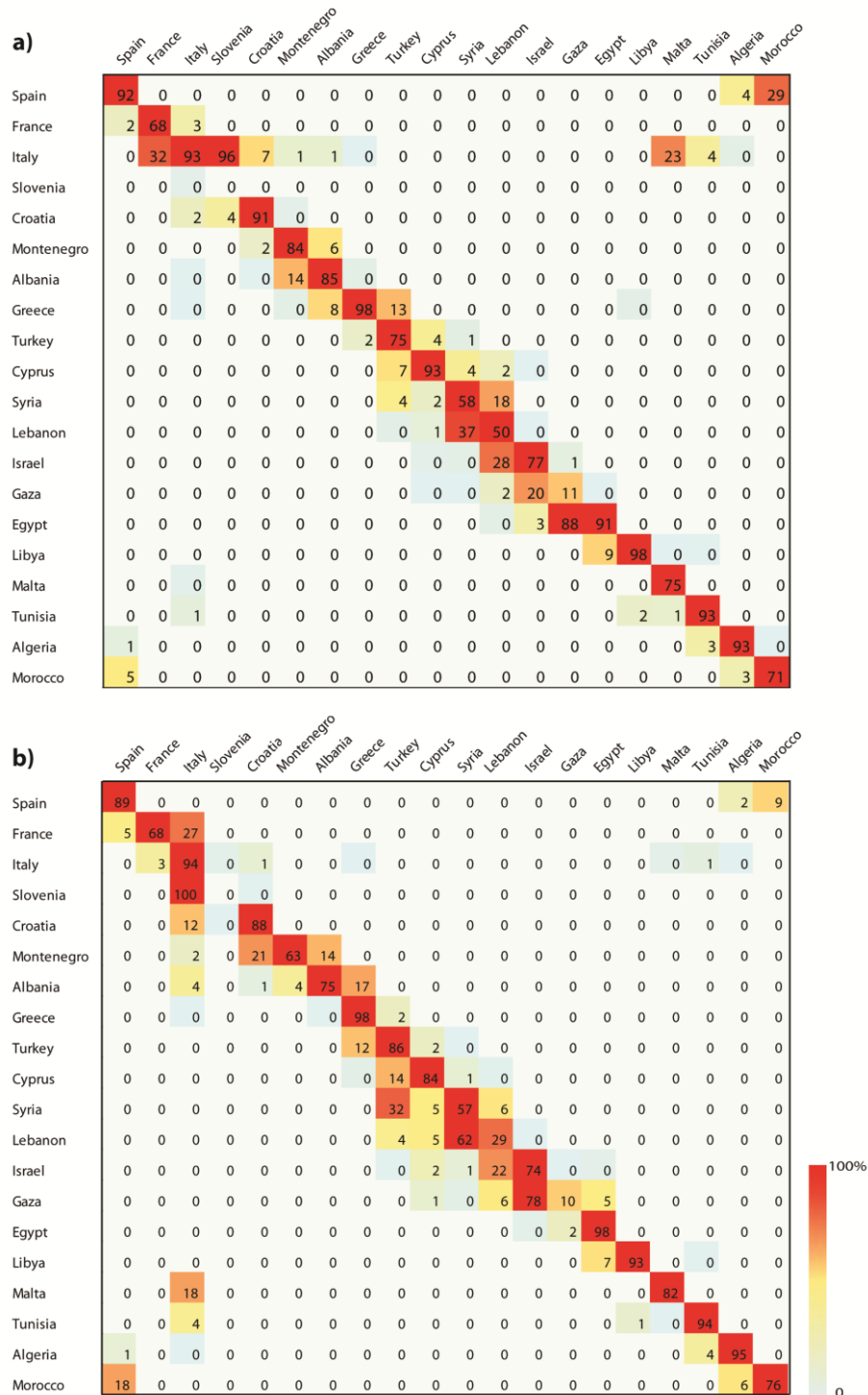


Figure 6: Connections between countries. Values are in percentage and rounded. a) Imports of larvae. Each country in row is a contributor for the country in column and the total of those contributions for the receptor country is 100%; b) Exports of larvae. It shows the proportion of larvae exported (from the country in row) to each country (in column). The total of these contributions for the exporter country is 100%.

Probabilistic imports and exports of larvae from each of the 1198 sites show that larval exchanges transcend international boundaries when summarized by country. Nonetheless, domestic connectivity, i.e. exchanges among sites of the same country, is largely dominant. Self-recruitment (locally produced larvae as a proportion of the total number of larvae arriving at one site) varies between 50 (Lebanon) and 98% (Greece and Libya) (Figure 6, a). Indeed, globally strong connections exist within each country: sites along one country coastline are good contributors for each other due to their proximity. Moreover, the majority of larvae come from the same country and the rest from the closer or the closest countries. For example, in Morocco, 71% of larvae are self-recruiting and 29% come from Spain.

There are also weak to strong connections between neighboring countries (unilateral connections):

- Strong connections (>50%): Slovenia from Italy, Gaza from Egypt.
- Moderate (between 10 and 50%): Morocco from Spain, France and Malta from Italy, Montenegro from Albania, Turkey from Greece, Lebanon from Syria and Israel, Syria from Lebanon, Israel from Gaza.

There are two exceptions though in Slovenia and Gaza where there are only one and two “source/sink sites” respectively along the coastline and the model does not allow assessing self-recruitment but only larvae going from one site to another.

The export matrix (Figure 6, b) highlights contributions between countries. Overall, the majority of larvae remain within its country of origin, as shown by the diagonal of the matrix: local retention (fraction of locally produced larvae that remain within one country) is comprised between 57% (Syria) and 98% (Greece and Egypt), except for Slovenia, Gaza and Lebanon (also model related, see above). Most of the export is towards neighboring countries:

Strong connections (>50%): Slovenia to Italy, Lebanon to Syria, and Gaza to Israel.

Moderate (between 10 and 50%): France and Croatia to Italy, Montenegro to Croatia and Albania, Albania and Turkey to Greece, Cyprus and Syria to Turkey, Israel to Lebanon, Malta to Italy, and Morocco to Spain.

4. Discussion

MPAs are increasingly used as a solution to counteract fish stock depletion, habitat degradation and to enhance fishery yields. To be effective, MPAs have to increase the demographic performance of protected species both at the local and at the regional scale. This requires connectivity among MPAs and designing system of protected areas that act as network of exchanging individuals among safe locations while fishing can target species outside MPAs. Here, we used a hydrodynamic dispersal model to estimate larval connectivity among the system of MPAs of the Mediterranean Sea.

4.1 Dispersal model limitations

The hydrodynamic model discussed above provides indications to evaluate the Mediterranean MPA network in terms of distance between sites (included or not included in an MPA), the connectance and also the larval flow direction. Nonetheless, this study has limitations concerning the model itself as implemented at the time this study was performed. Dispersal model improvements have already been discussed in Crochelet et al. (2013). They include spatiotemporal resolution of hydrodynamic models (Largier, 2003) and the consideration of biological parameters relevant to larval dispersal, such as larval behavior, growth and mortality (Leis, 2007). This study also experienced limitations inherent in the progress of scientific knowledge in the Mediterranean Sea. Indeed, there is limited knowledge on the actual species distribution in this region. As a consequence, some sites used as source or sink in our model might not be suitable for the species. Pelagic larval duration is also affected by much uncertainty, particularly because it depends on sea temperature and the Mediterranean Sea shows high temperature seasonality and strong gradients of temperature increase from North to South and from West to East (Coll et al., 2010).

Furthermore, the results of this connectivity study have to be considered cautiously. Despite marine currents and long pelagic larval stages, recent evidence (gained through tagging studies, otolith chemistry and population genetics) shows short-distance larval dispersal and sharp genetic breaks in species thought to have potentially high dispersal (Di Franco et al., 2012). This is an effect of larval mortality and the decrease in larval concentration with

increasing distance from the larval source (Cowen et al., 2000), which leads to the majority of larval supply being limited to short distances (Pelc et al., 2010).

Despite all those limitations the results of our 2D modeling analysis are in good agreement with Andrello et al. (2013) who performed a more complex modeling using 3D current products. The effects of including larval behavior in the simulation are known from sensitivity analyses carried out by Andrello et al (2013), which showed that if larvae exhibited a diel vertical migration behavior, the dispersal distance would be reduced. Precisely, Andrello et al. (2013) showed that the effect of such a behavior would be equivalent to reducing the pelagic larval duration from 30 to 22 days. The effects of other type of behavior, for example site fidelity, would act in the same direction, i.e. reducing the distance travelled by larvae and increasing the proportion of self-recruitment.

4.2 MPA network assessment in the Mediterranean Sea

Larval connectivity knowledge between MPA is crucial for MPA network evaluation. Resilience of a geographically structured metapopulation is driven by the connectance between sites: when they are weakly connected, resilience might be too weak, and local disturbances and catastrophes cannot be counterbalanced by recolonization from other sites.

This study presents potential connectivity in the Mediterranean Sea in four different configurations: (i) among protected sites, (ii) from protected sites to all sites, (iii) from all sites to protected sites and (iv) among all sites. Protected sites comprise the 113 MPAs selected according to their IUCN ascribed status.

The model allowed us to evaluate larval dispersal patterns in the Mediterranean Sea, in terms of distance, connectance and larval flow direction. Median larval dispersal distances estimated by the model were between 164 and 188 km. These values are consistent with the ones derived by Palumbi (2003) and Hogan (2012), who suggested an average 200 km larval dispersal distances from population genetic studies.

Connectance was globally low. There were between 3.64 and 6.81% of realized connections out of all the possible connections with MPAs, in agreement with the results of previous studies (Andrello et al. 2013). This connectance is higher in Western than Eastern Mediterranean which can be explained by a denser network in the Western basin. Given the

results of the connectivity study, a densification of the MPA network especially in the Eastern basin is recommended to ensure proper network resilience and so face climate-induced or anthropogenic pressures. This is also in line with the Strategic Plan for Biodiversity adopted by the Convention on Biological Diversity (COP10; www.cbd.int/cop10), which targets at least 10% of coastal and marine protected areas by 2020. MPAs could be implemented in countries where there are already strong exchanges as Slovenia, Italy, Gaza, Egypt, Israel, Lebanon and Syria for example.

The model also identifies the direction of the larvae flow along the coastline. For example, the connectivity among Italian MPAs is from the Adriatic Sea to the Ligurian Sea. This kind of information is important to adapt MPA management and guide the development of future MPAs depending on their role in terms of connectivity, distinguishing source and destination MPAs. The detailed analysis of these flows can be done for each Mediterranean ecoregion based on this connectivity study. Furthermore, despite the high domestic connectivity rate revealed by the trans-boundary analysis, certain country/regions contribute disproportionately to the larval pool.

4.3 Connectivity and transboundary cooperation

We have showed that larval dispersal results in high domestic retention and some transboundary exchange. Domestic retention can be managed at the level of country administration. Transboundary exchange means that population management must be tackled at the regional scale by collaboration between countries. The limitations of our simulations, in particular the absence of larval behavior, call into question the reality of long-distance dispersal. Some long-distance connections between countries might therefore be overestimated. However, our model show where these potential connections might take place, and where further studies using smaller-scale techniques (models with higher resolution, larval mark-recapture studies; Lagabrielle et al., 2014) should be carried out.

In a context of growing population and food supply shortage, maintaining the health of spawning stocks in the Mediterranean countries should be a regional priority. This is a major challenge in a complex and sometime conflictual political regional context. Maintaining functional ecosystems requires regional cooperation and support from the highest levels of

government to establish transboundary ecosystem-based governance (Micheli, 2013). This political will needs to be first established and then acted upon (Fenberg, 2012).

The CBD has set the ambitious objective of implementing a “well connected system of protected areas” by 2020. One way is to establish an organization aimed at structuring interactions among scientists, MPA managers, decision makers and multisectoral stakeholders with the collective goal of integrating connectivity into MPA network design.

Integrating connectivity into MPA network planning and management is a challenge from both a science and policy perspective (McCook et al., 2010). It requires inter-disciplinarity, trans-boundary and cross-sectoral cooperation. Setting up regional MPA organizations, such as MedPAN (Mediterranean protected areas network), aims to promote this cooperation and should be further developed to serve as a regional platform to make informed decisions regarding connectivity measurement methods, connectivity targets set up, and MPA network planning and management. The MedPAN initiative was launched in 2008 and aims to promote the establishment, the operation and the sustainability of a Mediterranean network of MPAs.

Trans-boundary collaboration is also important in terms of economic efficiency. Mazor et al. (2013) highlight that a conservation plan based upon regional cooperation in the Mediterranean Sea would save a lot of money in comparison with a plan where each country acts independently to reach the same conservation targets. Nevertheless, the particularities of each country and the rareness or vulnerability of available ecosystems has to be considered. Gabrié et al. (2012) assessed the number of collaborations per Mediterranean country within regional and sub-regional conservation programmes. It is important that poorer nations (with low socio-economic development) are not left behind on the way toward a well- connected MPA network (Marinesque, 2012).

Finally, transboundary cooperation can be a way to improve political relationships between countries, as they will have a common socio-economic goal. By coming together to jointly manage their shared resources, countries can build trust and prevent conflict. This has already been demonstrated through international cooperation around continental water which has a long and successful history (Wolf et al., 2006). Cooperative resource management thus offers an avenue for trans-boundary dialogue, creating bridges between nations, even when combatants are fighting over other issues. Pursuing an MPA

peacemaking strategy would then create shared regional identities and institutionalize cooperation on issues larger than marine resources.

One could also imagine an economic mechanism to reward countries engaged in bringing up new pieces to the regional MPA network implementation process. Indeed, if a country engages money to set up one or more MPAs in its jurisdiction, this will also benefit to its neighbors through food resources, tourism etc. In this situation, every country could perform a larval stock assessment to produce realistic import/export matrices and deduce costs and benefits ensuing from the process. Benefits coming from neighboring countries (based on regional larval export production) could be thus assimilated as “credits” which could then lead to financial or other exchanges between nations.

5. Conclusion

We used a numeric model to derive larval dispersal patterns in the Mediterranean Sea and to evaluate connectivity in the existing MPA network. This large scale approach gave us important indications concerning the distance between sites, connectance and also larval flow direction. Despite the fact that the distances between MPAs are consistent with guidelines based on scientific data, connectance was globally low. In addition, connectance in the Western basin was higher than in the Eastern basin, as a consequence of the higher number of MPAs in the Western basin. We advocate a densification of MPAs in the Eastern basin following a regional conservation planning strategy, for example using decision-based tools (e.g. Marxan or Zonation; Ball et al., 2009; Lehtomäki & Moilanen, 2013) and accounting for connectivity (Andrello et al., 2014). This ought to optimize the future MPA network with minimum reserve sizes and maximum reserve spacing, to ensure a greater connectivity between MPAs and to bear the existence of isolated MPAs. Although our analysis could be improved and complemented by local dispersal studies accounting for more detailed hydrodynamics features, species motility behavior and species interactions, our results are a first important baseline for identifying the best locations to protect at the regional scale. Forthcoming efforts to extend the current network of Mediterranean MPAs will need a multinational collaboration, through political will. This is the key for successful marine environments protection, in one of the most complex marine region in the world as the Mediterranean Sea.

References

Andrello M, Mouillot D, Beuvier J, Albouy C, Thuiller W, Manel S (2013) Low Connectivity between Mediterranean Marine Protected Areas: A Biophysical Modeling Approach for the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus* (JG Hiddink, Ed.). PLoS ONE 8:e68564

Andrello M, Jacobi MN, Manel S, Thuiller W, Mouillot D (2014) Extending networks of protected areas to optimize connectivity and population growth rate. *Ecography*:n/a–n/a

Ball IR, Possingham HP, Watts M (2009) Marxan and relatives: software for spatial conservation prioritisation. *Spatial conservation prioritisation: quantitative methods and computational tools*:185–195

Basterretxea G, Jordi A, Catalá N IA, Sabaté S A (2012) Model-based assessment of local-scale fish larval connectivity in a network of marine protected areas: Local-scale connectivity in a network of MPAs. *Fisheries Oceanography* 21:291–306

Botsford LW, White JW, Coffroth M-A, Paris CB, Planes S, Shearer TL, Thorrold SR, Jones GP (2009) Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28:327–337

Claudet J, Osenberg CW, Benedetti-Cecchi L, Domenici P, García-Charton J-A, Pérez-Ruzafa Á, Badalamenti F, Bayle-Sempere J, Brito A, Bulleri F, Culioli J-M, Dimech M, Falcón JM, Guala I, Milazzo M, Sánchez-Meca J, Somerfield PJ, Stobart B, Vandeperre F, Valle C, Planes S (2008) Marine reserves: size and age do matter. *Ecology Letters* 11:481–489

Coll M, Piroddi C, Steenbeek J, Kaschner K, Rais Lasram F Ben, Aguzzi J, Ballesteros E, Bianchi CN, Corbera J, Dailianis T, Danovaro R, Estrada M, Frogia C, Galil BS, Gasol JM, Gertwagen R, Gil J, Guilhaumon F, Kesner-Reyes K, Kitsos M-S, Koukouras A, Lampadariou N, Laxamana E, López-Fé de la Cuadra CM, Lotze HK, Martin D, Mouillot D, Oro D, Raicevich S, Rius-Barile J, Saiz-Salinas JJ, San Vicente C, Somot S, Templado J, Turon X, Vafidis D,

Villanueva R, Voultsiadou E (2010) The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats (SJ Bograd, Ed.). PLoS ONE 5:e11842

Coll M, Piroddi C, Albouy C, Rais Lasram F Ben, Cheung WWL, Christensen V, Karpouzi VS, Guilhaumon F, Mouillot D, Paleczny M, Palomares ML, Steenbeek J, Trujillo P, Watson R, Pauly D (2012) The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves: The Mediterranean Sea under siege. *Global Ecology and Biogeography* 21:465–480

Cowen RK, Lwiza KMM, Sponaugle S, Paris CB, Olson DB (2000) Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287:857

Crochelet E, Chabanet P, Pothin K, Lagabrielle E, Roberts J, Pennober G, Lecomte-Finiger R, Petit M (2013) Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions. *Ocean & Coastal Management* 86:13–21

Danovaro R, Dinet A, Duineveld G, Tselepides A (1999) Benthic response to particulate fluxes in different trophic environments: a comparison between the Gulf of Lions–Catalan Sea (western-Mediterranean) and the Cretan Sea (eastern-Mediterranean). *Progress in Oceanography* 44:287–312

Dayton PK, Sala E, Tegner MJ, Thrush S (2000) Marine reserves: parks, baselines, and fishery enhancement. *Bulletin of Marine Science* 66:617–634

Franco A Di, Coppini G, Pujolar JM, Leo GA De, Gatto M, Lyubartsev V, Melià P, Zane L, Guidetti P (2012) Assessing Dispersal Patterns of Fish Propagules from an Effective Mediterranean Marine Protected Area (SCA Ferse, Ed.). PLoS ONE 7:e52108

Franco A Di, Gillanders BM, Benedetto G De, Pennetta A, Leo GA De, Guidetti P (2012) Dispersal Patterns of Coastal Fish: Implications for Designing Networks of Marine Protected Areas (RKF Unsworth, Ed.). PLoS ONE 7:e31681

Fenberg PB, Caselle JE, Claudet J, Clemence M, Gaines SD, Antonio García-Charton J, Gonçalves EJ, Grorud-Colvert K, Guidetti P, Jenkins SR, Jones PJS, Lester SE, McAllen R, Moland E, Planes S, Sørensen TK (2012) The science of European marine reserves: Status, efficacy, and future needs. *Marine Policy* 36:1012–1021

Gabrié C, Lagabriele E, Bissery C, Crochelet E, Meola B, Webster C, Claudet J, Chassanite A, Marinesque S, Robert P, Goutx M, Quod C (2012) Statut des Aires Marines Protégées en mer Méditerranée. MedPAN & CAR/ASP. Ed: MedPAN Collection. 260 pp.

García-Charton JA, Pérez-Ruzafa A, Marcos C, Claudet J, Badalamenti F, Benedetti-Cecchi L, Falcón JM, Milazzo M, Schembri PJ, Stobart B, Vandeperre F, Brito A, Chemello R, Dimech M, Domenici P, Guala I, Diréach L Le, Maggi E, Planes S (2008) Effectiveness of European Atlanto-Mediterranean MPAs: Do they accomplish the expected effects on populations, communities and ecosystems? *Journal for Nature Conservation* 16:193–221

Gerber LR, Heppell SS, Ballantyne F, Sala E (2005) The role of dispersal and demography in determining the efficacy of marine reserves. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:863–871

Grüss A, Kaplan DM, Hart DR (2011) Relative Impacts of Adult Movement, Larval Dispersal and Harvester Movement on the Effectiveness of Reserve Networks (H Browman, Ed.). *PLoS ONE* 6:e19960

Guidetti P, Milazzo M, Bussotti S, Molinari A, Murenu M, Pais A, Spanò N, Balzano R, Agardy T, Boero F, Carrada G, Cattaneo-Vietti R, Cau A, Chemello R, Greco S, Manganaro A, Notarbartolo di Sciara G, Russo GF, Tunesi L (2008) Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? *Biological Conservation* 141:699–709

Hogan JD, Thiessen RJ, Sale PF, Heath DD (2012) Local retention, dispersal and fluctuating connectivity among populations of a coral reef fish. *Oecologia* 168:61–71

Hopkins TS (1985) Physics of the sea. Key environments: western mediterranean:100–125

Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *science* 301:929–933

Kough AS, Paris CB, Butler MJ (2013) Larval Connectivity and the International Management of Fisheries (H Browman, Ed.). *PLoS ONE* 8:e64970

Lagabriele, E., Crochelet, E., Andrello, M., Schill, S.R., Arnaud-Haond, S., Alloncle, N., Ponge, B., 2014. Connecting MPAs - eight challenges for science and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24, 94–110. doi:10.1002/aqc.2500

Largier JL (2003) Considerations in estimating larval dispersal distances from oceanographic data. *Ecological Applications* 13:71–89

Lehtomäki J, Moilanen A (2013) Methods and workflow for spatial conservation prioritization using Zonation. *Environmental Modelling & Software* 47:128–137

Leis JM (2007) Behaviour as input for modelling dispersal of fish larvae: behaviour, biogeography, hydrodynamics, ontogeny, physiology and phylogeny meet hydrography. *Marine Ecology Progress Series* 347:185–193

Macpherson E, Raventós N (2006) Relationship between pelagic larval duration and geographic distribution in Mediterranean littoral fishes. *Marine Ecology Progress Series* 327:257–265

Marinesque S, Kaplan DM, Rodwell LD (2012) Global implementation of marine protected areas: Is the developing world being left behind? *Marine Policy* 36:727–737

McCook LJ, Ayling T, Cappo M, Choat JH, Evans RD, Freitas DM De, Heupel M, Hughes TP, Jones GP, Mapstone B, Marsh H, Mills M, Molloy FJ, Pitcher CR, Pressey RL, Russ GR, Sutton S, Sweatman H, Tobin R, Wachenfeld DR, Williamson DH (2010) Adaptive management of the Great Barrier Reef: A globally significant demonstration of the benefits of networks of marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:18278–18285

Mazor T, Possingham HP, Kark S (2013) Collaboration among countries in marine conservation can achieve substantial efficiencies (O Defeo, Ed.). *Diversity and Distributions*:n/a–n/a

Micheli F, Levin N, Giakoumi S, Katsanevakis S, Abdulla A, Coll M, Fraschetti S, Kark S, Koutsoubas D, Mackelworth P, Maiorano L, Possingham HP (2013) Setting Priorities for Regional Conservation Planning in the Mediterranean Sea (BR MacKenzie, Ed.). *PLoS ONE* 8:e59038

Millot C, Taupier-Letage I (2005) Circulation in the Mediterranean sea. In: *The Mediterranean Sea*. Springer, p 29–66

Mouillot D, Culioli JM, Pelletier D, Tomasini JA (2008) Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141:1569–1580

Palumbi SR (2003) Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological applications* 13:146–158

Pinardi N (2006) *The Physical, Sedimentary and Ecological Structure and Variability of Shelf Areas in the Mediterranean Sea*. Harvard University Press

Pelc RA, Warner RR, Gaines SD, Paris CB (2010) Detecting larval export from marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107:18266–18271

Planes S (2005) Final report BIOMEX (Assessment of biomass export from marine protected areas and its impacts on fisheries in the Western Mediterranean Sea) Project –UE– QLRT-2001-0891. BIOMEX Perpignan.

Pujolar JM, Schiavina M, Franco A Di, Melià P, Guidetti P, Gatto M, Leo GA De, Zane L (2013) Understanding the effectiveness of marine protected areas using genetic connectivity patterns and Lagrangian simulations (D Richardson, Ed.). Diversity and Distributions 19:1531–1542

Roberts JJ, Best BD, Dunn DC, Trembl EA, Halpin PN (2010) Marine Geospatial Ecology Tools: An integrated framework for ecological geoprocessing with ArcGIS, Python, R, MATLAB, and C++. Environmental Modelling & Software 25:1197–1207

Rossi V, Ser-Giacomi E, López C, Hernández-García E (2014) Hydrodynamic provinces and oceanic connectivity from a transport network help designing marine reserves. Geophysical Research Letters 41:2883–2891

Russ GR, Alcala AC, Maypa AP, Calumpong HP, White AT (2004) Marine reserve benefits local fisheries. Ecological Applications 14:597–606

Sala E, Ballesteros E, Dendrinos P, Franco A Di, Ferretti F, Foley D, Fraschetti S, Friedlander A, Garrabou J, Güçlüsoy H, Guidetti P, Halpern BS, Hereu B, Karamanlidis AA, Kizilkaya Z, Macpherson E, Mangialajo L, Mariani S, Micheli F, Pais A, Riser K, Rosenberg AA, Sales M, Selkoe KA, Starr R, Tomas F, Zabala M (2012) The Structure of Mediterranean Rocky Reef Ecosystems across Environmental and Human Gradients, and Conservation Implications (TN Romanuk, Ed.). PLoS ONE 7:e32742

Srinivasan UT, Watson R, Rashid Sumaila U (2012) Global fisheries losses at the exclusive economic zone level, 1950 to present. Marine Policy 36:544–549

Treml EA, Halpin PN, Urban DL, Pratson LF (2008) Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* 23:19–36

Wessel P, Smith WH (1996) A global, self-consistent, hierarchical, high-resolution shoreline database. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* (1978–2012) 101:8741–8743

Wolf AT, Kramer A, Carius A, Dabelko GD (2006) Water can be a pathway to peace, not war. Woodrow Wilson International Center for Scholars

6 Synthèse

6.1 Implications en termes de coopérations internationales

Ces travaux mettent en évidence l'échelle géographique de la connectivité marine dans l'Océan Indien et en Méditerranée, et fournissent un support pour les processus de planification de l'environnement marin et la coopération régionale. Ils montrent que la connectivité entre les populations marines a lieu à grande échelle, et non à l'échelle d'une île ou d'un pays. Ainsi, ces populations ne se reconstituent pas exclusivement par auto-recrutement. Les écosystèmes sont intrinsèquement liés. Par exemple, la dégradation de l'écosystème marin à Maurice peut avoir un impact direct sur les stocks de poissons de La Réunion. Des mesures de gestion devraient être mise en œuvre en tenant compte des patrons de connectivité, et en distinguant les sites émetteurs et récepteurs.

Les réserves marines, réserves intégrales, ou autres formes d'aires marines protégées sont déjà en place dans certaines zones présentées dans ces travaux. Ainsi, les gestionnaires pourraient envisager de renforcer les zones de protection dans les AMP existantes, étendre les AMP actuelles ou encore mettre en œuvre de nouvelles AMP. Certaines mesures plus traditionnelles peuvent également être adaptées, comme la mise en place de quotas de pêche dans les sites sources à travers des zones de protection temporaire ou permanente.

Les travaux présentés dans cette thèse montrent que la mise en œuvre d'AMP doit être conçue en tant que réseau et planifiée à l'échelle régionale pour maintenir des écosystèmes fonctionnels. Cela nécessite une coopération régionale entre les différentes nations et le soutien du gouvernement pour établir une gouvernance transfrontalière efficace fondée sur le fonctionnement des écosystèmes (Micheli, 2013). Ce doit donc être une volonté politique établie (Fenberg, 2012).

Les réseaux de scientifiques ainsi que les ONG jouent un rôle important dans le développement, le maintien et la promotion des échanges entre les pays. La planification de la conservation à l'échelle régionale peut être mise en place grâce à la coopération internationale entre groupes de pays (établis via l'analyse de clustering par exemple) mais aussi par les instruments régionaux déjà existants, tels que la COI (Commission de l'océan Indien) ou la Convention de Nairobi dans l'Océan Indien. Finalement, on peut imaginer la création d'une organisation unique qui opérerait à l'échelle régionale, visant à structurer les

interactions entre les différents acteurs (les scientifiques, les gestionnaires d'AMP, les décideurs et les parties prenantes multisectorielles) avec l'objectif collectif d'intégrer la connectivité dans la planification des réseaux d'AMP. L'intégration de la connectivité dans la planification et la gestion du réseau d'AMP est un défi à la fois du point de vue scientifique et politique (McCook et al., 2010 ; Lagabriele et al., 2014). Cela nécessite une coopération interdisciplinaire, transfrontalière et intersectorielle. La mise en place d'une organisation de gestion à l'échelle régionale vise à promouvoir cette coopération et devrait être développée en tant que plate-forme régionale pour prendre des décisions concernant les méthodes de mesure de la connectivité, la mise en place des objectifs de connectivité, et la planification et la gestion du réseau d'AMP. Dernier point, mais non des moindres, cette initiative ne peut pas perdurer au fil du temps sans un financement approprié. Chaque pays pourrait affecter une partie de ses revenus issus de la pêche par exemple, du tourisme ou de l'exploitation des ressources, pour la conservation de l'environnement. L'« alliance » serait alors en charge de ce fond de conservation pour promouvoir les profits communs, la prospérité et l'utilisation durable des ressources à l'échelle régionale.

La collaboration transfrontalière est également importante en termes d'efficacité économique. Mazar et al. (2013) soulignent qu'une gestion collaborative en mer Méditerranée entre plusieurs pays permettrait d'économiser plus de deux tiers du coût d'un plan de conservation où chaque pays agirait de façon indépendante, pour atteindre les mêmes objectifs de conservation. Néanmoins, les particularités de chaque pays et la rareté ou la vulnérabilité des écosystèmes disponibles doivent être considérées. Il est important que les nations les plus pauvres (à faible développement socio-économique) ne soient pas mises de côté lors de la création d'un réseau d'AMP écologiquement cohérent (Marinesque, 2012).

La coopération transfrontalière peut également être un moyen d'améliorer les relations politiques entre les pays, puisqu'ils auront un objectif socio-économique commun. En s'alliant pour gérer conjointement leurs ressources, les pays peuvent instaurer une relation de confiance et ainsi prévenir les conflits. Cela a déjà été démontré par la coopération internationale mise en place autour de la gestion des eaux continentales (Wolf et al., 2006). La gestion coopérative des ressources offre ainsi une possibilité de mener un dialogue entre les pays par la création de ponts entre les nations. Une stratégie de rétablissement de la paix

au travers des AMP peut alors créer des identités régionales partagées et institutionnaliser la coopération sur des sujets plus larges que les ressources marines.

Finalement, on pourrait imaginer la mise en place d'un mécanisme économique pour récompenser les pays engagés dans le processus de mise en œuvre du réseau d'AMP régional. En effet, lorsqu'un pays engage des capitaux pour la mise en œuvre d'une ou plusieurs AMP dans sa juridiction, cela bénéficie également à ses voisins par le biais par exemple des ressources alimentaires ou du tourisme. Dans cette situation, chaque pays pourrait effectuer une évaluation de ses stocks de larves afin de produire des matrices réalistes d'import/export, et ainsi en déduire les coûts et avantages qui en découlent. Les avantages en provenance des pays voisins (basés sur l'exportation larvaire régionale) pourraient ainsi être assimilés comme des «crédits», pouvant ensuite conduire à des échanges financiers ou autres entre les nations.

6.2 Avantages et limites des analyses de connectivités à l'aide d'un modèle de dispersion larvaire

Différentes approches (génétique, empreintes microchimique, isotopes stables, chimie des otolithes, analyse de forme des otolithes) ont été développées pour déterminer les patrons de dispersion larvaire ainsi que la connectivité entre les populations de poissons dans le milieu marin. Cependant, la plupart de ces techniques ont une couverture spatiale et temporelle limitée, étant donnés les coûts de mise en œuvre et l'effort d'échantillonnage. Les modèles de transport numériques ont ainsi été développés (Schultz & Cowen, 1994 ; Roberts, 1997 ; Cowen et al., 2000 ; Trembl et al., 2008 ; Mora et al., 2012) pour palier à ces contraintes et sont de plus en plus utilisés pour la conception d'AMP (Planes et al., 2009), la gestion des pêcheries (Gaines et al., 2010) ou encore d'accidents ou événements exceptionnels (fuite de pétrole, tsunamis, cyclones) (Allison et al., 2003).

La production de simulations de dispersion larvaire est, dans une certaine mesure, relativement simple et rapide à mettre en œuvre à l'aide de l'outil MGET, et ceci pour n'importe quel site d'étude. Les données nécessaires en entrée de modèle pour la définition de la zone d'étude (traits de côte, habitats, etc) sont disponibles librement sur internet et à fine résolution. Néanmoins, le modèle MGET, pourrait être amélioré en tenant compte de facteurs océanographiques et biologiques supplémentaires.

Le modèle est basé sur des données de courants géostrophiques (AVISO) dérivées de mesures d'altimétrie par satellite. Ces données sont disponibles à différentes échelles (globale ou régionale) et sur une période de temps relativement longue (fin 1992 à nos jours). Cependant, leur résolution est de $1/8^\circ$ et $1/3^\circ$ (respectivement en Méditerranée et dans l'Océan Indien) et la rétention des larves à proximité des côtes ainsi que la connectivité peuvent être influencées par des processus hydrodynamiques agissant à des échelles plus fines. Il serait donc intéressant d'intégrer dans le modèle des données courantologiques ayant une résolution plus importante pour vérifier si les résultats sont concordants.

Deuxièmement, ce modèle bidimensionnel ne tient pas compte de la stratification verticale des courants dans la colonne d'eau, pouvant affecter les patrons de dispersion des larves. Les larves sont ici considérées comme des particules passives. Or, elles ont des capacités natatoires (Leis et al., 1996 ; Stobutzki & Bellwood, 1997 ; Leis & McCormick, 2002 ; Fisher et al., 2005) et peuvent se positionner dans la colonne d'eau. En effet, elles commencent leur phase pélagique en tant que « plancton » (faible, nageur ineffectif avec pas ou peu de contrôle de trajectoire) puis deviennent compétentes et intègrent le « necton » (fort, nageur effectif, avec bon contrôle de trajectoire) (Leis & McCormick, 2002). A ce stade, elles sont capables de se mouvoir rapidement, à des vitesses parfois supérieures aux courants ambiants, sur des dizaines de kilomètres et pendant plusieurs heures (Jager, 1999 ; Bay, 2000 ; Ochavillo, 2000 ; Leis & McCormick, 2002, Leis, 2006). Les larves ont également un comportement vis-à-vis de leur environnement. Elles sont capables de s'orienter par rapport aux récifs à l'aide du son (Leis *et al.*, 1996 ; Leis & Carson-Ewart, 2002 ; Tolimieri *et al.*, 2000), des signaux chimiques (Sweatman, 1988 ; Kingsford et al., 2002) ou encore des gradients de température (Doherty & McIlwain, 1996) grâce à un système sensoriel complexe (Kingsford & Choat, 1989). Elles effectuent des migrations verticales journalières pour leurs besoins alimentaires (Irisson, 2010) : elles restent cachées en profondeur durant la journée et remontent se nourrir durant la nuit quand il n'y a pas de prédateur. Ces migrations sont corrélées avec l'intensité lumineuse, la température ou encore la profondeur des strates. Ces paramètres affectent la manière dont les larves sont emportées par les courants (Irisson, 2010 ; Cherubin et al., 2011), ces derniers étant plus rapides en surface à cause des vents. Cowen (2002) pense que les larves utilisent ces capacités pour réduire leur dispersion et favoriser l'autorecrutement. Il est ainsi important d'intégrer, au sein du modèle, des

données biologiques vis-à-vis du comportement larvaire et des capacités natatoires au cours de leur ontogénèse (Leis, 2010), mais aussi des données physiques telle la stratification verticale des courants.

Par ailleurs, certaines limitations sont inhérentes au cas d'étude. Dans l'Océan Indien, l'étude de connectivité entre l'île Maurice et La Réunion ne concerne qu'un seul évènement de dispersion larvaire. Bien qu'une connexion potentielle entre les îles sœurs a été mise en évidence, les patrons et la variabilité de la connectivité dans la région ne peuvent être caractérisés qu'à travers l'étude de plusieurs épisodes de dispersion larvaire, concernant si possible plusieurs espèces marines, afin que les résultats soient significatifs et puissent être intégrés dans une stratégie de gestion. C'est ce qui a été réalisé dans le cadre de l'analyse régionale dans l'Océan Indien occidental, qui considère différentes DVL sur une longue période d'étude. En Méditerranée, nous avons été confrontés au manque de connaissance scientifique concernant la distribution des espèces dans la région. En conséquence, certains sites définis comme site émetteur ou récepteur ne sont peut-être pas appropriés pour certaines espèces. La durée de vie larvaire pélagique est également un point d'incertitude, notamment car elle est fonction de la température de l'eau et qu'il existe une saisonnalité et de forts gradients de température à l'échelle du bassin Méditerranéen (Coll et al., 2010).

Enfin, les résultats des études de connectivité issues de modèles de dispersion doivent être considérés avec prudence. Des études récentes (basées sur le marquage chimique, la chimie des otolithes et la génétique des populations) mettent en évidence des distances de dispersion larvaire courtes et une différenciation génétique nette pour des espèces réputées avoir un potentiel de dispersion élevé (Di Franco et al., 2012). Cela montre l'importance d'avoir une approche comparative multidisciplinaire, multi-espèces et à différentes échelles pour affiner la validité des résultats.

D'après l'expérience acquise au cours de ces différents travaux, les modèles hydrodynamiques de dispersion larvaire actuels sont des outils relativement simples et rapides à mettre en œuvre. Cependant, ils ne sont pas encore adaptés pour une application directe à la biologie des organismes marins compte tenu des lacunes concernant les données biophysiques. Par exemple, ils ne peuvent pas servir à suivre des pools de larves dans l'océan ou prédire des arrivées de larves sur les récifs.

Les modèles hydrodynamiques de dispersion larvaire semblent cependant appropriés pour l'élaboration de plans de gestion des écosystèmes à grande échelle. Ce constat est validé par les travaux de Trembl et al. (2012) qui montre que la DVL est l'un des déterminants principaux de la connectivité à grande échelle alors que le comportement larvaire intervient d'avantage à l'échelle locale. Ainsi, les modèles hydrodynamiques de dispersion larvaire permettent de mettre en évidence les sites émetteurs et récepteurs de larves, et ainsi comprendre les échanges potentiels entre les récifs ou les AMP.

6.3 Perspectives

Dans la continuité de ce travail, nous avons identifié différents axes de recherche, spécifiquement dans la région de l'Océan Indien occidental.

- Premièrement, en perspective de la création du grand observatoire de l'Océan Indien (*Memorial of Understanding* signé en 2014 entre la Commission de l'Océan Indien et l'Institut de Recherche pour le Développement), une coordination entre les chercheurs est nécessaire pour synthétiser toutes les recherches sur la connectivité réalisées dans la région de l'Océan Indien occidental. En effet, à l'heure actuelle, nous disposons de résultats sur les coraux, les poissons, les oiseaux, les requins, les tortues, issus de différentes disciplines telles que la génétique, la biogéographie, le tagging/tracking, la modélisation, etc. Cette connaissance mérite d'être valorisée, afin de mettre en place une politique de gestion efficace à l'échelle de la région.

- Deuxièmement, dans la perspective de l'amélioration de la connaissance sur les connectivités marines à grande échelle, il serait intéressant de refaire les simulations de dispersion larvaire en utilisant la nouvelle version du modèle MGET qui intègre la mortalité larvaire. Ce facteur est important pour évaluer le succès *in fine* de la colonisation larvaire.

La corrélation entre la modification des habitats et la connectivité pourrait également faire l'objet d'une étude. En d'autres termes, la dégradation des habitats engendre-t-elle une dégradation de la connectivité par exemple ? Ce travail peut être mené à partir d'une cartographie des habitats côtiers pour déterminer l'évolution de l'état de santé des récifs. Cela fait partie des productions attendues de l'étude ISLANDS menée actuellement dans la région Océan Indien sur des sites pilotes. Ces informations seront ainsi implémentées dans le

modèle de dispersion MGET et serviront à produire des simulations d'évolution de la connectivité.

Une réflexion sur la corrélation des résultats de connectivité avec la résilience des écosystèmes récifaux a par ailleurs été initiée. Les travaux sur l'étude biogéographique des coraux et des poissons dans la zone Nord du Canal du Mozambique, menés par David Obura et Melita Samoïlys (CORDIO), ont abouti à la définition d'indices de résilience des écosystèmes coralliens. Le croisement de ce type d'informations avec les données de connectivité pourrait mener à l'identification de sites prioritaires de conservation.

D'un point de vue purement biologique, il serait intéressant de tester la pertinence des modèles de dispersion dans la prédiction d'arrivées de larves. Des prédictions (de l'ordre de quelques jours) de produits courantologiques HYCOM (HYbrid Coordinate Ocean Model), téléchargeables via l'outil MGET, sont disponibles à l'échelle globale à une résolution de 1/12°. Il est ainsi possible de simuler des épisodes prédictifs de dispersion larvaire, et de les corréler avec des données observées in-situ.

- Troisièmement, dans une perspective de gestion de l'environnement, ces données de connectivité pourraient alimenter des logiciels d'aide à la planification spatiale pour la création d'aires protégées. Elles viendraient en appui de données de caractéristiques de l'habitat. Nous pouvons par exemple citer MARXAN (<http://www.uq.edu.au/marxan/get-marxan-software>) qui à l'heure actuelle est le logiciel le plus utilisé dans le monde, et plus spécifiquement son outil dédié « MARXAN with Zones ».

- Finalement, d'un point de vue plus physique, les résultats issus du modèle MGET pourraient être comparés avec les résultats issus d'autres modèles de dispersion larvaire (ex : Ichtyop) et/ou courantologiques (type ROMS : Regional Ocean Model System). Cela permettrait de confronter :

(i) des modèles de dispersion et ainsi conclure sur la pertinence de développer ou non tel ou tel type de modèle ;

(ii) des produits courantologiques issus d'imagerie satellite avec des produits de type ROMS, et déterminer par exemple, la pertinence d'utiliser et financer des modèles à très fine échelle si les produits satellites suffisent à répondre aux problématiques de recherche.

Une meilleure connaissance de la connectivité larvaire marine, à travers une performance accrue des outils de modélisation, permettra d'améliorer les processus de planification de l'environnement marin mais également de fournir un support de concertation entre les nations pour améliorer la gestion de ressources marines partagées.

7 Références bibliographiques

Allison, G.W., Gaines, S.D., Lubchenco, J., Possingham, H.P., 2003. Ensuring persistence of marine reserves: catastrophes require adopting an insurance factor. *Ecological Applications* 13, 8–24.

Almany, G.R., Berumen, M.L., Thorrold, S.R., Planes, S., Jones, G.P., 2007. Local Replenishment of Coral Reef Fish Populations in a Marine Reserve. *Science* 316, 742–744. doi:10.1126/science.1140597

Almany, G.R., Connolly, S.R., Heath, D.D., Hogan, J.D., Jones, G.P., McCook, L.J., Mills, M., Pressey, R.L., Williamson, D.H., 2009. Connectivity, biodiversity conservation and the design of marine reserve networks for coral reefs. *Coral Reefs* 28, 339–351. doi:10.1007/s00338-009-0484-x

Andrello, M., Mouillot, D., Beuvier, J., Albouy, C., Thuiller, W., Manel, S., 2013. Low Connectivity between Mediterranean Marine Protected Areas: A Biophysical Modeling Approach for the Dusky Grouper *Epinephelus marginatus*. *PLoS ONE* 8, e68564. doi:10.1371/journal.pone.0068564

Barrow, E., Mahler, F., Mosele, L., Mvoyo, C., Ntahuga, L., et al., (2007) Sound Natural Resource Management: The Foundation for Achieving the MDGs in Somalia. Policy Brief.

Bay, L., 2000. The genetic structure of three widely separated populations of *Chlorurus sordidus*. In: 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. Résumé.

Bennett, N.J., Dearden, P., 2014. From measuring outcomes to providing inputs: Governance, management, and local development for more effective marine protected areas. *Marine Policy* 50, 96–110. doi:10.1016/j.marpol.2014.05.005

Berglund, M., Nilsson Jacobi, M., Jonsson, P.R., 2012. Optimal selection of marine protected areas based on connectivity and habitat quality. *Ecological Modelling* 240, 105–112. doi:10.1016/j.ecolmodel.2012.04.011

Bertness, M.D., Gaines, S.D., Hay, M.E. (Eds.), 2001. Marine community ecology. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.

Billé, R., Rochette, J., 2010. Feasibility Assessment of an ICZM Protocol to the Nairobi Convention

Blamart, D., Escoubeyrou, K., Juillet-Leclerc, A., Ouahdi, R., Lecomte-Finiger, R., 2002. Composition isotopique $\delta^{18}\text{O}$ – $\delta^{13}\text{C}$ des otolithes des populations de poissons récifaux de Taïaro (Tuamotu, Polynésie française) : implications isotopiques et biologiques. *Comptes Rendus Biologies* 325, 99–106. doi:10.1016/S1631-0691(02)01419-1

Bodenhofer, U., Kothmeier, A., Hochreiter, S., 2011. APCluster: an R package for affinity propagation clustering. *Bioinformatics* 27, 2463–2464. doi:10.1093/bioinformatics/btr406

Borja, A., Bricker, S.B., Dauer, D.M., Demetriades, N.T., Ferreira, J.G., Forbes, A.T., Hutchings, P., Jia, X., Kenchington, R., Marques, J.C., Zhu, C., 2008. Overview of integrative tools and methods in assessing ecological integrity in estuarine and coastal systems worldwide. *Marine Pollution Bulletin* 56, 1519–1537. doi:10.1016/j.marpolbul.2008.07.005

Botsford, L.W., White, J.W., Coffroth, M.-A., Paris, C.B., Planes, S., Shearer, T.L., Thorrold, S.R., Jones, G.P., 2009. Connectivity and resilience of coral reef metapopulations in marine protected areas: matching empirical efforts to predictive needs. *Coral Reefs* 28, 327–337. doi:10.1007/s00338-009-0466-z

Boudouresque C.F., 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: status of species, populations and communities. *Sci. Rep. Port-Cros natl Park*, 20 : 97-146

Bourjea, J., 2014. Structure et connectivité de la mégafaune marine à l'échelle d'une région océanique : enjeux pour la gestion durable des tortues marines dans l'océan Indien occidental. Thèse de doctorat. Université de La Réunion. 169 pp.

Bourjea, J., Lapègue, S., Gagnevin, L., Broderick, D., Mortimer, J.A., Ciccione, S., Roos, D., Taquet, C., Grizel, H., 2007. Phylogeography of the green turtle, *Chelonia mydas*, in the Southwest Indian Ocean: PHYLOGEOGRAPHY OF THE GREEN TURTLE. *Molecular Ecology* 16, 175–186. doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03122.x

Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hughes, T.P., Jones, G.P., Menge, B.A., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 477–500. doi:10.1146/annurev.ecolsys.27.1.477

Campana, S.E., Thorrold, S.R., Jones, C.M., Günther, D., Tubrett, M., Longerich, H., Jackson, S., Halden, N.M., Kalish, J.M., Piccoli, P., de Pontual, H., Troadec, H., Panfili, J., Secor, D.H., Severin, K.P., Sie, S.H., Thresher, R., Teesdale, W.J., Campbell, J.L., 1997. Comparison of accuracy, precision, and sensitivity in elemental assays of fish otoliths using

the electron microprobe, proton-induced X-ray emission, and laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 2068–2079. doi:10.1139/cjfas-54-9-2068

Chapman, P., Marco, S.F.D., Davis, R., Coward, A., 2003. Flow at intermediate depths around Madagascar based on ALACE float trajectories. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 50, 1957–1986. doi:10.1016/S0967-0645(03)00040-7

Cherubin, L.M., Nemeth, R.S., Idrisi, N., 2011. Flow and transport characteristics at an *Epinephelus guttatus* (red hind grouper) spawning aggregation site in St. Thomas (US Virgin Islands). *Ecological Modelling* 222, 3132–3148. doi:10.1016/j.ecolmodel.2011.05.031

Clobert, J., 2001. Dispersal. Oxford University Press.

Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2012. The Mediterranean Sea under siege: spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine reserves: The Mediterranean Sea under siege. *Global Ecology and Biogeography* 21, 465–480. doi:10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Ben Rais Lasram, F., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogia, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwagen, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.-S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., López-Fé de la Cuadra, C.M., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., San Vicente, C., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea: Estimates, Patterns, and Threats. *PLoS ONE* 5, e11842. doi:10.1371/journal.pone.0011842

Conservation International, 2009. Proceedings of the 2008 Annual Seascapes Strategy Workshop, held December 11-13, 2008, in Kota Kinabalu, Malaysia. Conservation International, Arlington, VA, USA.

Costello, C., Rassweiler, A., Siegel, D., De Leo, G., Micheli, F., Rosenberg, A., 2010. Marine Reserves Special Feature: The value of spatial information in MPA network design. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 18294–18299. doi:10.1073/pnas.0908057107

Costello, M.J., 2014. Long live Marine Reserves: A review of experiences and benefits. *Biological Conservation* 176, 289–296. doi:10.1016/j.biocon.2014.04.023

Cowen, R.K., 2002. Larval dispersal and retention and consequences for population connectivity. In P. F. Sale [ed.], *Coral reef fishes: Dynamics and diversity in a complex ecosystem*. Academic Press. pp. 149–170

Cowen, R.K., Lwiza, K.M.M., Sponaugle, S., Paris, C.B., Olson, D.B., 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* 287, 857

Cowen, R., Gawarkiewicz, G., Pineda, J., Thorrold, S., Werner, F., 2007. Population Connectivity in Marine Systems: An Overview. *Oceanography* 20, 14–21. doi:10.5670/oceanog.2007.26

Cowen, R.K., Sponaugle, S., 2009. Larval Dispersal and Marine Population Connectivity. *Annual Review of Marine Science* 1, 443–466. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163757

Crochelet, E., Chabanet, P., Pothin, K., Lagabrielle, E., Roberts, J., Pennober, G., Lecomte-Finiger, R., Petit, M., 2013. Validation of a fish larvae dispersal model with otolith data in the Western Indian Ocean and implications for marine spatial planning in data-poor regions. *Ocean & Coastal Management* 86, 13–21. doi:10.1016/j.ocecoaman.2013.10.002

Crochelet, E., Roberts, J., Chabanet, P., Petit, M., 2015a. A model-based evaluation of Western Indian Ocean connectivity - Implications for future marine spatial planning policies. Submitted to *ICES Journal of Marine Science*

Crochelet, E., Andrello, M., Lagabrielle, E., 2015b. A model-based assessment of fish larvae dispersal in the Mediterranean Sea: implications for local management and regional cooperation. Submitted to *Marine Policy*

Csardi, G., Nepusz, T., 2006. The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems* 1695.

Cuif, M., Kaplan, D.M., Lefèvre, J., Faure, V.M., Caillaud, M., Verley, P., Vigliola, L., Lett, C., 2014. Wind-induced variability in larval retention in a coral reef system: A biophysical modelling study in the South-West Lagoon of New Caledonia. *Progress in Oceanography* 122, 105–115. doi:10.1016/j.pocean.2013.12.006

Danovaro, R., Dinet, A., Duineveld, G., Tselepidis, A., 1999. Benthic response to particulate fluxes in different trophic environments: a comparison between the Gulf of

Lions–Catalan Sea (western-Mediterranean) and the Cretan Sea (eastern-Mediterranean). *Progress in Oceanography* 44, 287–312. doi:10.1016/S0079-6611(99)00030-0

Dayton, P.K., Sala, E., Tegner, M.J., Thrush, S., 2000. Marine reserves: parks, baselines, and fishery enhancement. *Bulletin of Marine Science* 66, 617–634.

Di Franco, A., Gillanders, B.M., De Benedetto, G., Pennetta, A., De Leo, G.A., Guidetti, P., 2012b. Dispersal Patterns of Coastal Fish: Implications for Designing Networks of Marine Protected Areas. *PLoS ONE* 7, e31681. doi:10.1371/journal.pone.0031681

Doherty, P., McIlwain, J., 1996. Monitoring Larval Fluxes through the Surf Zones of Australian Coral Reefs. *Marine and Freshwater Research* 47, 383. doi:10.1071/MF9960383

Dufour, V., 1992. Colonisation des récifs coralliens par les larves de poissons.

Fenberg, P.B., Caselle, J.E., Claudet, J., Clemence, M., Gaines, S.D., Antonio García-Charton, J., Gonçalves, E.J., Grorud-Colvert, K., Guidetti, P., Jenkins, S.R., Jones, P.J.S., Lester, S.E., McAllen, R., Moland, E., Planes, S., Sørensen, T.K., 2012. The science of European marine reserves: Status, efficacy, and future needs. *Marine Policy* 36, 1012–1021. doi:10.1016/j.marpol.2012.02.02

Fisher, R., Leis, J., Clark, D., Wilson, S., 2005. Critical swimming speeds of late-stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations. *Marine Biology* 147, 1201–1212. doi:10.1007/s00227-005-0001-x

Foley, M.M., Halpern, B.S., Micheli, F., Armsby, M.H., Caldwell, M.R., Crain, C.M., Prahler, E., Rohr, N., Sivas, D., Beck, M.W., Carr, M.H., Crowder, L.B., Emmett Duffy, J., Hacker, S.D., McLeod, K.L., Palumbi, S.R., Peterson, C.H., Regan, H.M., Ruckelshaus, M.H., Sandifer, P.A., Steneck, R.S., 2010. Guiding ecological principles for marine spatial planning. *Marine Policy* 34, 955–966. doi:10.1016/j.marpol.2010.02.001

Frey, B.J., Dueck, D., 2007. Clustering by Passing Messages Between Data Points. *Science* 315, 972–976.

Gabrié C., Lagabriele E., Bissery C., Crochelet E., Meola B., Webster C., Claudet J., Chassanite A., Marinesque S., Robert P., Goutx M., Quod C. 2012. Statut des Aires Marines Protégées en mer Méditerranée. MedPAN & CAR/ASP. Ed: MedPAN Collection. 260 pp.

Gaines, S.D., White, C., Carr, M.H., Palumbi, S.R., 2010. Designing marine reserve networks for both conservation and fisheries management. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 18286–18293. doi:10.1073/pnas.0906473107

García-Charton, J.A., Pérez-Ruzafa, A., Marcos, C., Claudet, J., Badalamenti, F., Benedetti-Cecchi, L., Falcón, J.M., Milazzo, M., Schembri, P.J., Stobart, B., Vandeperre, F., Brito, A., Chemello, R., Dimech, M., Domenici, P., Guala, I., Le Diréach, L., Maggi, E., Planes, S., 2008. Effectiveness of European Atlanto-Mediterranean MPAs: Do they accomplish the expected effects on populations, communities and ecosystems? *Journal for Nature Conservation* 16, 193–221. doi:10.1016/j.jnc.2008.09.007

Gardner, T.A., Côté, I.M., Gill, J.A., Grant, A., Watkinson, A.R., 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* 86, 174–184. doi:10.1890/04-0141

Gjertsen, H., 2005. Can Habitat Protection Lead to Improvements in Human Well-Being? Evidence from Marine Protected Areas in the Philippines. *World Development* 33, 199–217. doi:10.1016/j.worlddev.2004.07.009

Gray, N.J., 2008. Producing Success: Co-Management of a Marine Protected Area in Belize. Unpublished paper. Nicholas School of the Environment, Duke University, Durham, NC.

Green, A.L., Fernandes, L., Almany, G., Abesamis, R., McLeod, E., Aliño, P.M., White, A.T., Salm, R., Tanzer, J., Pressey, R.L., 2014. Designing Marine Reserves for Fisheries Management, Biodiversity Conservation, and Climate Change Adaptation. *Coastal Management* 42, 143–159. doi:10.1080/08920753.2014.877763

Guerreiro, J., Chircop, A., Grilo, C., Viras, A., Ribeiro, R., van der Elst, R., 2010. Establishing a transboundary network of marine protected areas: Diplomatic and management options for the east African context. *Marine Policy* 34, 896–910. doi:10.1016/j.marpol.2010.01.014

Guidetti, P., Milazzo, M., Bussotti, S., Molinari, A., Murenu, M., Pais, A., Spanò, N., Balzano, R., Agardy, T., Boero, F., Carrada, G., Cattaneo-Vietti, R., Cau, A., Chemello, R., Greco, S., Manganaro, A., Notarbartolo di Sciara, G., Russo, G.F., Tunesi, L., 2008. Italian marine reserve effectiveness: Does enforcement matter? *Biological Conservation* 141, 699–709. doi:10.1016/j.biocon.2007.12.013

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P.,

Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2009. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. *Science* 319, 948–952. doi:10.1126/science.1149345

Harmelin-Vivien, M.L., 1994. The effects of storms and cyclones on coral reefs: a review. *Journal of Coastal Research* 211–231.

Hedgecock, D., Barber, P., Edmands, S., 2007. Genetic Approaches to Measuring Connectivity. *Oceanography* 20, 70–79. doi:10.5670/oceanog.2007.30 Hoareau, T.B., Boissin, E., Paulay, G., Bruggemann, J.H., 2013. The Southwestern Indian Ocean as a potential marine evolutionary hotspot: perspectives from comparative phylogeography of reef brittle-stars. *Journal of Biogeography* 40, 2167–2179. doi:10.1111/jbi.12155

Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E., 2007. Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science* 318, 1737–1742. doi:10.1126/science.1152509

Hogan, J.D., Thiessen, R.J., Sale, P.F., Heath, D.D., 2012. Local retention, dispersal and fluctuating connectivity among populations of a coral reef fish. *Oecologia* 168, 61–71. doi:10.1007/s00442-011-2058-1

Hopkins, T.S., 1985. Physics of the sea. Key environments: western mediterranean 100–125.

Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., 2003. Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301, 929–933.

Irisson, J.-O., LeVan, A., Lara, M.D., Planes, S., 2004. Strategies and trajectories of coral reef fish larvae optimizing self-recruitment. *Journal of Theoretical Biology* 227, 205–218. doi:10.1016/j.jtbi.2003.10.016

Irisson, J.-O., Paris, C.B., Guigand, C., Planes, S., 2010. Vertical distribution and ontogenetic “migration” in coral reef fish larvae. *Limnology and Oceanography* 55, 909–919.

IUCN, 2000. Progress In Implementing The Jakarta Mandate In The Eastern Africa Region. A Report to the Fifth Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity.

Jackson, G.A., Strathmann, R.R., 1981. Larval mortality from offshore mixing as a link between pre-competency and competency periods of development. *American Naturalist*. 118:16–26

Jager Z., 1999. Selective tidal stream transport of flounder larvae (*Platichthys flesus* L.) in the Dollard (Ems estuary). *Estuarine, costal and shelf science*. 49(3): 347-362.

Jain, A.K., 2010. Data clustering: 50 years beyond K-means. *Pattern Recognition Letters* 31, 651–666. doi:10.1016/j.patrec.2009.09.011

Johnson, M., 2005. Is there confusion over what is meant by “open population”? *Hydrobiologia* 544, 333–338. doi:10.1007/s10750-005-1698-8

Jones, G.P., Russ, G.R., Sale, P.F., Steneck, R.S., 2009. Theme section on “Larval connectivity, resilience and the future of coral reefs.” *Coral Reefs* 28, 303–305. doi:10.1007/s00338-008-0440-1

Jones, G., Srinivasan, M., Almany, G., 2007. Population Connectivity and Conservation of Marine Biodiversity. *Oceanography* 20, 100–111. doi:10.5670/oceanog.2007.33

Jones, G.P., Planes, S., Thorrold, S.R., 2005. Coral Reef Fish Larvae Settle Close to Home. *Current Biology* 15, 1314–1318. doi:10.1016/j.cub.2005.06.061

Jones, G.P., Milicich, M.J., Emslie, M.J., Lunow, C., 1999. Self-recruitment in a coral reef fish population. *Nature* 402, 802–804. doi:10.1038/45538

Kami, H.T., Ikeru, I.I., 1976. Notes on the annual juvenile siganid harvest in Guam. *Micronesia* 12, 323 e 325.

Kendall, J. A., Ahlstrom, E., Moser, H., 1984. Early life history stages of fishes and their characters. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists* 1, 11–22.

Kingsford, M.J., Choat, J.H., 1989. Horizontal distribution patterns of presettlement reef fish: are they influenced by the proximity of reefs? *Marine Biology* 101, 285–297. doi:10.1007/BF00428124

Kingsford, M.J., Leis, J.M., Shanks, A., Lindeman, K.C., Morgan, S.G., Pineda, J., 2002. Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science* 70, 309–340.

Laffoley, D. d’A., (ed.) 2008. Towards Networks of Marine Protected Areas. The MPA Plan of Action for IUCN’s World Commission on Protected Areas. IUCN WCPA, Gland, Switzerland. 28 pp. ISBN: 978-2-8317-1091-4

Lagabrielle, E., Crochelet, E., Andrello, M., Schill, S.R., Arnaud-Haond, S., Alloncle, N., Ponge, B., 2014. Connecting MPAs - eight challenges for science and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24, 94–110. doi:10.1002/aqc.2500

Lecchini, D., Galzin, R., 2003. Influence of pelagic and benthic, biotic and abiotic, stochastic and deterministic processes on the dynamics of auto-recruitment of coral reef fish: A review, 167-184. In *Cybiuim* 27 (3).

Leis, J.M., 1984. Larval fish dispersal and the east Pacific Barrier. *Océanographie Tropicale*. 19. (2): 181-192.

Leis, J., 2002. Pacific Coral-reef Fishes: The Implications of Behaviour and Ecology of Larvae for Biodiversity and Conservation, and a Reassessment of the Open Population Paradigm. *Environmental Biology of Fishes* 65, 199–208. doi:10.1023/A:1020096720543

Leis, J.M., 2006. Are larvae of demersal fishes plankton or nekton? *Adv. Mar. Biol.* 51, 57–141. doi:10.1016/S0065-2881(06)51002-8

Leis, J., 2010. Ontogeny of behaviour in larvae of marine demersal fishes. *Ichthyol Res* 57, 325–342. doi:10.1007/s10228-010-0177-z

Leis, J.M., Carson-Ewart, B.M., 2002. In situ settlement behaviour of damselfish (Pomacentridae) larvae. *Journal of Fish Biology* 61, 325–346. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb01569.x

Leis, J.M., McCormick, M.I., 2002. Behaviour, dispersal, growth and metamorphosis of the pelagic larvae of coral reef fishes. In: Sale, P.F. (Ed.), *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, San Diego, pp. 171 e 200.

Leis, J., Sweatman, H., Reader, S., 1996. What the Pelagic Stages of Coral Reef Fishes Are Doing out in Blue Water: Daytime Field Observations of Larval Behavioural Capabilities. *Marine and Freshwater Research* 47, 401. doi:10.1071/MF9960401

Leis, J.M., Siebeck, U., Dixon, D.L., 2011. How Nemo Finds Home: The Neuroecology of Dispersal and of Population Connectivity in Larvae of Marine Fishes. *Integrative and Comparative Biology* 51, 826–843. doi:10.1093/icb/icr004

Lester, S., Halpern, B., Grorud-Colvert, K., Lubchenco, J., Ruttenberg, B., Gaines, S., Airamé, S., Warner, R., 2009. Biological effects within no-take marine reserves: a global synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 384, 33–46. doi:10.3354/meps08029

Letourneur, Y., Chabanet, P., Vigliola, L., Harmelin-Vivien, M., 1998. Mass Settlement and Post-Settlement Mortality of *Epinephelus merra* (Pisces: Serranidae) On Réunion Coral Reefs. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 78, 307. doi:10.1017/S0025315400040108

Lowe, W.H., Allendorf, F.W., 2010. What can genetics tell us about population connectivity? Genetic and demographic connectivity. *Molecular Ecology* 19, 3038–3051. doi:10.1111/j.1365-294X.2010.04688.x

Lubchenco, J., Palumbi, S.R., Gaines, S.D., Andelman, S., 2003. Plugging a hole in the ocean: The emerging science of marine reserves. *Ecological Applications* 13, 3–7. doi:10.1890/1051-0761(2003)013[0003:PAHITO]2.0.CO;2

Macpherson, E., Raventós, N., 2006. Relationship between pelagic larval duration and geographic distribution in Mediterranean littoral fishes. *Marine Ecology Progress Series* 327, 257–265.

Marinesque, S., Kaplan, D.M., Rodwell, L.D., 2012. Global implementation of marine protected areas: Is the developing world being left behind? *Marine Policy* 36, 727–737. doi:10.1016/j.marpol.2011.10.010

Mattio, L., Zubia, M., Loveday, B., Crochelet, E., Duong, N., Payri, C.E., Bhagooli, R., Bolton, J.J., 2013. Sargassum (Fucales, Phaeophyceae) in Mauritius and Réunion, western Indian Ocean: taxonomic revision and biogeography using hydrodynamic dispersal models. *Phycologia* 52, 578–594. doi:10.2216/13-150.1

Mazor, T., Possingham, H.P., Kark, S., 2013. Collaboration among countries in marine conservation can achieve substantial efficiencies. *Diversity and Distributions* n/a–n/a. doi:10.1111/ddi.12095

McCook, L.J., Almany, G.R., Berumen, M.L., Day, J.C., Green, A.L., Jones, G.P., Leis, J.M., Planes, S., Russ, G.R., Sale, P.F., Thorrold, S.R., 2009. Management under uncertainty: guide-lines for incorporating connectivity into the protection of coral reefs. *Coral Reefs* 28, 353–366. doi:10.1007/s00338-008-0463-7

McCook, L.J., Ayling, T., Cappo, M., Choat, J.H., Evans, R.D., De Freitas, D.M., Heupel, M., Hughes, T.P., Jones, G.P., Mapstone, B., Marsh, H., Mills, M., Molloy, F.J., Pitcher, C.R., Pressey, R.L., Russ, G.R., Sutton, S., Sweatman, H., Tobin, R., Wachenfeld, D.R., Williamson, D.H., 2010. Adaptive management of the Great Barrier Reef: A globally significant

demonstration of the benefits of networks of marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 18278–18285. doi:10.1073/pnas.0909335107

McCormick, M.I., Makey, L., Dufour, V., 2002. Comparative study of metamorphosis in tropical reef fishes. *Marine Biology* 141, 841–853. doi:10.1007/s00227-002-0883-9

McLeod, E., Salm, R., Green, A., Almany, J., 2008. Designing marine protected area networks to address the impacts of climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 362–370. doi:10.1890/070211

Micheli, F., Levin, N., Giakoumi, S., Katsanevakis, S., Abdulla, A., Coll, M., Fraschetti, S., Kark, S., Koutsoubas, D., Mackelworth, P., Maiorano, L., Possingham, H.P., 2013. Setting Priorities for Regional Conservation Planning in the Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 8, e59038. doi:10.1371/journal.pone.0059038

Millot, C., Taupier-Letage, I., 2005. Circulation in the Mediterranean sea, in: *The Mediterranean Sea*. Springer, pp. 29–66.

Moberg, F., Folke, C., 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics* 29, 215–233.

Moffat, D., Ngoile, M., Linden, O., Francis, J., 1998. The reality of the stomach: coastal management at the local level in Eastern Africa. *Ambio* 27, 590–598.

Mora, C., Treml, E.A., Roberts, J., Crosby, K., Roy, D., Tittensor, D.P., 2012. High connectivity among habitats precludes the relationship between dispersal and range size in tropical reef fishes. *Ecography* 35, 89–96. doi:10.1111/j.1600-0587.2011.06874.x

Mouillot, D., Culioli, J.M., Pelletier, D., Tomasini, J.A., 2008. Do we protect biological originality in protected areas? A new index and an application to the Bonifacio Strait Natural Reserve. *Biological Conservation* 141, 1569–1580. doi:10.1016/j.biocon.2008.04.002

Muths, D., Tessier, E., Gouws, G., Craig, M., Mwale, M., Mwaluma, J., Mwandya, A., Bourjea, J., 2011. Restricted dispersal of the reef fish *Myripristis berndti* at the scale of the SW Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 443, 167–180. doi:10.3354/meps09394

Muths, D., Gouws, G., Mwale, M., Tessier, E., Bourjea, J., Moran, P., 2012. Genetic connectivity of the reef fish *Lutjanus kasmira* at the scale of the western Indian Ocean. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 69, 842–853. doi:10.1139/f2012-012

Muths, D., Tessier, E., Bourjea, J., 2014. Genetic structure of the reef grouper *Epinephelus merra* in the West Indian Ocean appears congruent with biogeographic and oceanographic boundaries. *Marine Ecology* n/a–n/a. doi:10.1111/maec.12153

National Research Council, 2001. *Marine Protected Areas Tools for Sustaining Ocean Ecosystems*. National Academy Press, Washington, D.C.

Obura, D., Church, J., Daniels, C., Kalombo, H., Shleyer, M., Suleiman, M., 2004. Status of coral reefs in East Africa 2004: Kenya, Tanzania, Mozambique and South Africa.

Obura, D., 2012. The Diversity and Biogeography of Western Indian Ocean Reef-Building Corals. *PLoS ONE* 7, e45013. doi:10.1371/journal.pone.0045013

Ochavillo, D.G., Bakus, G.J., Alino, P.M., 2000. Larval behavior as a mechanism for population self recruitment in a tropical coral reef fish. In: 9th International Coral Reef Symposium, Bali, Indonesia. Résumé.

Palumbi, S.R., 2003. Population genetics, demographic connectivity, and the design of marine reserves. *Ecological applications* 13, 146–158.

Peterson, B.J., Howarth, R.W., Garritt, R.H., 1985. Multiple stable isotopes used to trace the flow of organic matter in estuarine food webs. *Science* 227, 1361–1363. doi:10.1126/science.227.4692.1361

Pillai, C.S.G., Mohan, M., Kunkikoya, K., 1983. On an unusual massive recruitment of the reef fish *Ctenochaetus strigosus* (Bennet) (Perciformes: Acanthuridae) to the Minicoy Atoll and its significance. *Indian J. Fish* 30, 261 e 268.

Pinardi, N., 2006. *The Physical, Sedimentary and Ecological Structure and Variability of Shelf Areas in the Mediterranean Sea*. Harvard University Press.

Pineda, J., Hare, J., Sponaugle, S., 2007. Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography* 20, 22–39. doi:10.5670/oceanog.2007.27

Piton, B., 1989. Quelques aspects nouveaux sur la circulation superficielle dans le canal de Mozambique (Océan Indien). ORSTOM, Plouzané.

Planes, S., 2002. Biogeography and larval dispersal inferred from population genetic analysis.

Planes, S., Jones, G.P., Thorrold, S.R., 2009. Larval dispersal connects fish populations in a network of marine protected areas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 5693–5697. doi:10.1073/pnas.0808007106

Pothin, K., 2005. Analyse de la dispersion larvaire des poissons récifaux à La Réunion à travers l'étude de leurs otolithes.

Pothin, K., Tessier, E., Chabanet, P., Lecomte-Finiger, R., 2006. Traits de vie et croissance larvaire de *Gnathodentex aurolineatus* (Lethrinidae) avant et après installation dans une baie de l'île de La Réunion (SO océan Indien). *Cybium* 30 (1), 27 e 33.

Pujolar, J.M., Schiavina, M., Di Franco, A., Melià, P., Guidetti, P., Gatto, M., De Leo, G.A., Zane, L., 2013. Understanding the effectiveness of marine protected areas using genetic connectivity patterns and Lagrangian simulations. *Diversity and Distributions* 19, 1531–1542. doi:10.1111/ddi.12114

Randall, J.E., Heemstra, P.C., 1993. *FAO Species Catalogue, Groupers of the World* (Family: Serranidae, Sub-family: Epinephelinae) and *Annotated and Illustrated Catalogue of the Rock Cod, Hind Coral Grouper and Lyretail Species Known to Date*. *FAO Fish*, p. 16.

Roberts, C.M., 1997. Connectivity and Management of Caribbean Coral Reefs. *Science* 278, 1454–1457. doi:10.1126/science.278.5342.1454

Roberts, C. M., Hawkins, J. P., Fletcher, J., Hands, S., Raab, K., Ward, S., 2010a. Guidance on the size and spacing of marine protected areas in England. University of York, York: Environment Department.

Roberts, J.J., Best, B.D., Dunn, D.C., Treml, E.A., Halpin, P.N., 2010b. Marine Geospatial Ecology Tools: An integrated framework for ecological geoprocessing with ArcGIS, Python, R, MATLAB, and C++. *Environmental Modelling & Software* 25, 1197–1207.

Robertson, D.R., 1988. Extreme variation in settlement of the Caribbean triggerfish *Balistes vetula* in Panama. *Copeia* 3, 698 e 703.

Roccliffe, S., Peabody, S., Samoilys, M., Hawkins, J.P., 2014. Towards A Network of Locally Managed Marine Areas (LMMAs) in the Western Indian Ocean. *PloS one* 9, e103000.

Rossiter, J.S., Levine, A., 2014. What makes a “successful” marine protected area? The unique context of Hawaii's fish replenishment areas. *Marine Policy* 44, 196–203. doi:10.1016/j.marpol.2013.08.022

Russ, G.R., Alcala, A.C., Maypa, A.P., Calumpong, H.P., White, A.T., 2004. Marine reserve benefits local fisheries. *Ecological Applications* 14, 597–606. doi:10.1890/03-5076

Saenz-Agudelo, P., Jones, G.P., Thorrold, S.R., Planes, S., 2012. Patterns and persistence of larval retention and connectivity in a marine fish metapopulation. *Molecular Ecology* 21, 4695–4705. doi:10.1111/j.1365-294X.2012.05726.x

Sale, P.F., 1993. The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego.

Sale, P.F., Cowen, R.K., Danilowicz, B.S., Jones, G.P., Kritzer, J.P., Lindeman, K.C., Planes, S., Polunin, N.V., Russ, G.R., Sadovy, Y.J., 2005. Critical science gaps impede use of no-take fishery reserves. *Trends in ecology & evolution* 20, 74–80.

Sale, P.F., VanLavieren H., Lagman, M.A., Atema, J., Butler, M., Fauvelot, C., Hogan, J.D., Jones, G.P., Lindeman, K.C., Paris C.B., 2010. Preserving reef connectivity: A handbook for marine protected area managers. Connectivity Working Group, Coral Reef Targeted Research & Capacity Building for Management Program, UNU-INWEH. 80 pp.

Salm, R. V., & Coles, S. L. (Eds.). (2001). Coral bleaching and marine protected areas. Proceedings of the workshop on mitigating coral bleaching impact through MPA design. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii, 29–31 May,. Honolulu, Hawaii: The Nature Conservancy. Asia Pacific Coastal Marine Program Report #0102.

Scheltema, R.S., 1986. Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific islands. *Bulletin of Marine Science* 39, 241–256.

Schultz, E.T., Cowen, R.K., 1994. Recruitment of coral reef fishes to Bermuda: Local retention or long-distance transport? *Marine Ecology Progress Series* 109, 15–28.

Schwarcz, H.P., Gao, Y., Campana, S., Browne, D., Knyf, M., Brand, U., 1998. Stable carbon isotope variations in otoliths of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55, 1798–1806.

Shanks, A.L., Grantham, B.A., Carr, M.H., 2003. Propagule dispersal distance and the size and spacing of marine reserves. *Ecological Applications* 13, 159–169. doi:10.1890/1051-0761(2003)013[0159:PDDATS]2.0.CO;2 Shenker, J., Maddox, E., Wishinski, E., Pearl, A., Thorrold, S., Smith, N., 1993. Onshore transport of settlement-stage Nassau grouper *Epinephelus striatus* and other fishes in Exuma Sound, Bahamas. *Marine Ecology Progress Series* 98, 31–43. doi:10.3354/meps098031

Shima, J.S., 2001. Recruitment of a coral reef fish: roles of settlement, habitat, and postsettlement losses. *Ecology* 82, 2190–2199. doi:10.1890/0012-9658(2001)082[2190:ROACRF]2.0.CO;2

Shulman, M.J., 1998. What can population genetics tell us about dispersal and biogeographic history of coral-reef fishes? *Austral Ecology* 23, 216–225. doi:10.1111/j.1442-9993.1998.tb00723.x

Smith, M.K., 1992. Regional Differences in Otolith Morphology of the Deep Slope Red Snapper *Etelis carbunculus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 795–804. doi:10.1139/f92-090

Spalding, M.D., Meliane, I., Milam, A., Fitzgerald, C., and Hale, L.Z., 2013. Protecting Marine Spaces: global targets and changing approaches. *Ocean Yearbook*, 27. Leiden: Dalhousie University. pp. 213-248.

Srinivasan, U.T., Watson, R., Rashid Sumaila, U., 2012. Global fisheries losses at the exclusive economic zone level, 1950 to present. *Marine Policy* 36, 544–549. doi:10.1016/j.marpol.2011.10.001

Stobutzki, I., Bellwood, D., 1997. Sustained swimming abilities of the late pelagic stages of coral reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 149, 35–41. doi:10.3354/meps149035

Swearer, S.E., Caselle, J.E., Lea, D.W., Warner, R.R., 1999. Larval retention and recruitment in an island population of a coral-reef fish. *Nature* 402, 799–802. doi:10.1038/45533

Sweatman, H., 1988. Field evidence that settling coral reef fish larvae detect resident fishes using dissolved chemical cues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 124, 163–174. doi:10.1016/0022-0981(88)90170-0

Tessema, Y., Salm, R.V., Kenya Wildlife Service., IUCN Eastern Africa Programme., IUCN East Africa Regional Office., 1998. Partnership for conservation: report of the Regional Workshop on Marine Protected Areas, Tourism, and Communities, Diani Beach, Kenya, 11-13 May, 1998. IUCN Eastern Africa Regional Office, Nairobi, Kenya.

Thorrold, S.R., Shenker, J.M., Maddox, E.D., Mojica, R., Wishinski, E., 1994. Larval supply of shorefishes to nursery habitats around Lee Stocking Island, Bahamas. II. Lunar and oceanographic influences. *Marine Biology* 118, 567–578. doi:10.1007/BF00347503

Thorrold, S., Zacherl, D., Levin, L., 2007. Population Connectivity and Larval Dispersal Using Geochemical Signatures in Calcified Structures. *Oceanography* 20, 80–89. doi:10.5670/oceanog.2007.31

Tolimieri, N., Jeffs, A., Montgomery, J., 2000. Ambient sound as a cue for navigation by the pelagic larvae of reef fishes. *Marine Ecology Progress Series* 207, 219–224. doi:10.3354/meps207219

Tomczak, M., Godfrey, J.S., 1994. *Regional oceanography: an introduction*, 1st ed. ed. Pergamon, Oxford, England ; New York.

Toonen, R.J., Andrews, K.R., Baums, I.B., Bird, C.E., Concepcion, G.T., Daly-Engel, T.S., Eble, J.A., Faucci, A., Gaither, M.R., Iacchei, M., Puritz, J.B., Schultz, J.K., Skillings, D.J., Timmers, M.A., Bowen, B.W., 2011. Defining Boundaries for Ecosystem-Based Management: A Multispecies Case Study of Marine Connectivity across the Hawaiian Archipelago. *Journal of Marine Biology* 2011, 1–13. doi:10.1155/2011/460173

Toropova, C., Meliane, I., Laffoley, D., Matthews, E., Spalding, M., 2010. *Global ocean protection present status and future possibilities*. Brest, France: Agence des aires marines protégées, Gland, Switzerland, Washington, DC and New York, USA: IUCN WCPA, Cambridge, UK : UNEP-WCMC, Arlington, USA: TNC, Tokyo, Japan: UNU, New York, USA: WCS. 96pp.

Torres, G.J., Lombarte, A., Morales-Nin, B., 2000. Sagittal otolith size and shape variability to identify geographical intraspecific differences in three species of genus *Merluccius*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 80 (333), 342.

Treml, E.A., Roberts, J.J., Chao, Y., Halpin, P.N., Possingham, H.P., Riginos, C., 2012. Reproductive Output and Duration of the Pelagic Larval Stage Determine Seascape-Wide Connectivity of Marine Populations. *Integrative and Comparative Biology* 52, 525–537. doi:10.1093/icb/ics101

Treml, E.A., Halpin, P.N., Urban, D.L., Pratson, L.F., 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* 23, 19–36.

UNEP-WCMC, 2010. *World Database on Protected Areas (WDPA) Annual Release 2010*. Cambridge: UNEP-World Conservation Monitoring Centre. Available: <http://www.unep-wcmc.org>.

Victor, B.C., 1987. Growth, dispersal, and identification of planktonic labrid and pomacentrid reef-fish larvae in the eastern Pacific Ocean. *Marine Biology* 95, 145–152. doi:10.1007/BF00447496

Wilkinson, C., 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia.

Wilson, S.K., Adjeroud, M., Bellwood, D.R., Berumen, M.L., Booth, D., Bozec, Y.-M., Chabanet, P., Cheal, A., Cinner, J., Depczynski, M., Feary, D.A., Gagliano, M., Graham, N.A.J., Halford, A.R., Halpern, B.S., Harborne, A.R., Hoey, A.S., Holbrook, S.J., Jones, G.P., Kulbiki, M., Letourneur, Y., De Loma, T.L., McClanahan, T., McCormick, M.I., Meekan, M.G., Mumby, P.J., Munday, P.L., Ohman, M.C., Pratchett, M.S., Riegl, B., Sano, M., Schmitt, R.J., Syms, C., 2010. Crucial knowledge gaps in current understanding of climate change impacts on coral reef fishes. *Journal of Experimental Biology* 213, 894–900. doi:10.1242/jeb.037895

Wolf, A.T., Kramer, A., Carius, A., Dabelko, G.D., 2006. Water can be a pathway to peace, not war. Woodrow Wilson International Center for Scholars.

Woodberry, K.E., Luther, M.E., O'Brien, J.J., 1989. The wind-driven seasonal circulation in the southern tropical Indian Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans* (1978–2012) 94, 17985–18002.

WWF, 2004a. Eastern African Marine Ecoregion Programme. Eastern African Marine Ecoregion Conservation Plan (2005-2009). WWF Dar es Salaam, Tanzania. 62pp.

WWF, 2004b. Eastern African Marine Ecoregion. Towards the Establishment of an Ecologically Representative Network of Marine Protected Areas in Kenya, Tanzania and Mozambique. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 74pp.

WWF, 2004c. Eastern African Marine Ecoregion. The Eastern African Marine Ecoregion Vision: A large scale conservation approach to the management of biodiversity. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 53pp.

WWF, 2004d. Eastern African Marine Ecoregion, Biodiversity Conservation Strategic Framework 2005-2025. WWF: Dar es Salaam, Tanzania. 54pp.

8 Annexes

8.1 Autres publications du même auteur (non présentées dans cette thèse)

Mattio, L., Zubia, M., Loveday, B., **Crochelet**, E., Duong, N., Payri, C.E., Bhagooli, R., Bolton, J.J., 2013. Sargassum (Fucales, Phaeophyceae) in Mauritius and Réunion, western Indian Ocean: taxonomic revision and biogeography using hydrodynamic dispersal models. *Phycologia* 52, 578–594. doi:10.2216/13-150.1

Lagabrielle, E., **Crochelet**, E., Andrello, M., Schill, S.R., Arnaud-Haond, S., Alloncle, N., Ponge, B., 2014. Connecting MPAs - eight challenges for science and management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24, 94–110. doi:10.1002/aqc.2500

8.2 Participations à des conférences

Présentations orales (8)

Crochelet E. **Approche par analyse spatiale, télédétection et modélisation de la connectivité marine inter-îles : caractérisation des conditions de transport des larves de poissons récifaux dans les Mascareignes**. JIGOT (Journées de l'Information Géographique et de l'Observation de la Terre), ENGREF, **Montpellier**, 06-07 octobre 2010.

Crochelet E., Lagabrielle E., Roberts J., Chabanet P. **Fish larvae dispersal in the Western Indian Ocean & Implications for marine spatial planning**. ICRS (12th International Coral Reef Symposium), Cairns, **Australie**, 09-13 juillet 2012.

Crochelet E. **Analyse de la connectivité dans le Sud-Ouest de l'Océan Indien. Application à une espèce de poisson diadrome *Sicyopterus lagocephalus***. Séminaire « Espèces diadromes des eaux douces de La Réunion » : Saint Gilles, **La Réunion**, 17 et 18 octobre 2012.

Crochelet E. & Lagabrielle E. **Multi-scale marine spatial planning using multi-resolution data**. Primer encuentro internacional sobre Areas Marinas Protegidas Oceanicas, Buenos Aires, **Argentine**, 24-27 octobre 2013.

Crochelet E., Lagabrielle E., Quod C. **A model-based identification of Western Indian Ocean connectivity clusters - Implications for future marine spatial planning policies**.

IMPAC 3 (International Marine Protected Areas Congress), Marseille, **France**, 21-27 octobre 2013.

Crochelet E., Andrello M., Lagabrielle E. **Connectivity in the Mediterranean Sea and across the current MPA system**. IMPAC 3 (International Marine Protected Areas Congress), Marseille, **France**, 21-27 octobre 2013.

Crochelet E., Lagabrielle E., Quod C. **A model-based identification of Western Indian Ocean connectivity clusters - Implications for future marine spatial planning policies**. WIOMSA (Western Indian Ocean Marine Science Association), Maputo, **Mozambique**, 28 octobre – 2 novembre 2013.

Crochelet E., Roberts J., Petit M., Chabanet P. **A model-based identification of Western Indian Ocean connectivity clusters - Implications for future marine spatial planning policies**. 2nd International Ocean Research Conference, Barcelona, **Espagne**, 17 – 21 novembre 2014.

Posters (2)

Colloque des Aires Marines Protégées : Contributions des aires marines protégées à la gestion éco-systémique des milieux et de leurs usages : quelle stratégie scientifique ? **Validation d'un modèle de dispersion larvaire par analyse otolithométrique : le cas du macabité *Epinephelus merra* dans l'Océan Indien occidental et les implications en terme de gestion de l'espace marin**. MNHN, **Paris**, 22-24 novembre 2011.

Forum 2012 des Aires Marines Protégées en Méditerranée : **Connectivity in the Mediterranean Sea and across the current MPA system**. Antalya, **Turquie**, 25-28 novembre 2012.